ARCHIVES
D'ANATOMIE MICROSCOPIQUE

FONDÉES PAR

E.-G. BALBIANI ET L. RANVIER

PUBLIÉES PAR

L. RANVIER
MEMBRE DE L'INSTITUT
PROFESSEUR D'ANATOMIE GÉNÉRALE
AU COLLÈGE DE FRANCE

ET

L. F. HENNEGUY
MEMBRE DE L'INSTITUT
PROFESSEUR D'EMBRYOGÉNIE COMPARÉE
AU COLLÈGE DE FRANCE

TOME XI. — 1909-1910

**Avec XXI planches hors texte en noir et en couleurs
et 180 figures dans le texte.**

PARIS
MASSON ET Cie, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN (6e)

LIBRARY OF
Dr. Z P Metcalf
1885_1956

PROPERTY OF
Z. P. METCALF

ARCHIVES
D'ANATOMIE MICROSCOPIQUE

TOME XI

CONDITIONS DE LA PUBLICATION

Les *Archives d'Anatomie microscopique* paraissent par fascicules d'environ 150 pages.

4 fascicules paraissant à des époques indéterminées forment un volume. — On s'abonne pour un volume.

PRIX DE L'ABONNEMENT :

Paris, Départements et Union postale : **50** fr

Coulommiers. — Imp. Paul BRODARD.

ARCHIVES
D'ANATOMIE MICROSCOPIQUE

FONDÉES PAR

E.-G. BALBIANI ET L. RANVIER

PUBLIÉES PAR

L. RANVIER
MEMBRE DE L'INSTITUT
PROFESSEUR D'ANATOMIE GÉNÉRALE
AU COLLÈGE DE FRANCE

ET

L. F. HENNEGUY
MEMBRE DE L'INSTITUT
PROFESSEUR D'EMBRYOGÉNIE COMPARÉE
AU COLLÈGE DE FRANCE

TOME XI. — 1909-1910

**Avec XXII planches hors texte en noir et en couleurs
et 180 figures dans le texte.**

PARIS
MASSON ET Cie, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN (6e)

ARCHIVES
D'ANATOMIE MICROSCOPIQUE

SUR L'ÉVOLUTION DES ILOTS ENDOCRINES DANS LE PANCRÉAS DE L'HOMME ADULTE

Par E. LAGUESSE
Professeur à la Faculté de Médecine de Lille.

PLANCHES I, II ET III.

I. — INTRODUCTION.

Depuis 1893 nous soutenons, en ce qui concerne les *îlots de Langerhans*, une double théorie : 1° ce sont de *véritables petites glandes endocrines*, qui préparent et versent dans le sang la sécrétion interne du pancréas; 2° ces glandules conservent pendant toute la vie les liens les plus étroits avec le parenchyme exocrine; pendant toute la vie, par une sorte de véritable *balancement*, du tissu insulaire ne cesse de se former aux dépens des cavités sécrétantes ou acini, et, après un certain temps, retourne à l'état de cavités sécrétantes. Pour les cellules d'un même groupe, il y a alternance fonctionnelle, alternance des rôles endocrine et exocrine, selon qu'elles viennent successivement s'irradier autour d'une lumière (acinus), ou autour d'un capillaire dilaté (acinus interverti). Chaque îlot parcourt donc un cycle complet, avec une période d'accroissement (ou stade de déconstruction

des acini), une période d'état, une période d'involution (ou stade de reconstitution des acini).

Nous avons admis plus tard que, chez certains animaux, Ophidiens (1899-*e* et *f*), Téléostéens (1902-*d*), chez certains Mammifères comme l'Ane (**Laguesse et Debeyre**, 1907), une partie des îlots peuvent être de très longue durée, ou même permanents, c'est-à-dire persister à la même place, mais que, même dans ceux-ci, le plus souvent sinon toujours, l'îlot passe par une série de périodes de croissance et de décroissance, et même simultanément s'accroît d'un côté et se détruit de l'autre, de façon à renouveler sans cesse sa substance. C'est une variété de balancement qui se présente sous un aspect un peu différent, mais c'est encore le balancement pour chaque cellule prise individuellement.

Notre double théorie s'est dégagée d'abord de faits d'histogenèse poursuivis jusque chez l'adulte (Mouton, 1893 à 1896), puis elle s'est appuyée sur des faits d'histologie comparée glanés dans l'ensemble de la série des Vertébrés. Des preuves expérimentales sont venues s'y ajouter avec **W. Schulze**, **Ssobolew** et leurs successeurs, puis des preuves anatomo-pathologiques avec **Opie** et de nombreux observateurs. Nous avons contrôlé et complété ou fait compléter les unes et les autres. Nous croyons donc notre doctrine assise sur tout un ensemble de faits de premier ordre, que nous avons groupés il y a deux ans dans la *Revue générale d'histologie* de **Renaut et Regaud** (**L.** 1905-*e*, et 1906-*b*)[1].

Mais, à cette époque, notre cause était loin d'être gagnée; elle ne l'est pas encore aujourd'hui.

De nos deux propositions, la première eut à la longue un certain succès, surtout depuis qu'elle fut séparée de la seconde par **Diamare** (1899), et la plupart des auteurs reconnaissent aujourd'hui avec nous le rôle endocrine des îlots[2]. Parmi eux

1. Le double fascicule 4 et 5 a été édité à part sous le titre : *le Pancréas*. Storck, Lyon, 1906. La *Revue d'histologie* paraît actuellement, à Paris, chez M. Masson.

2. Nous croyons en avoir donné une nouvelle démonstration dans ce fait que les îlots étaient conservés, et *absolument seuls conservés* chez un Lapin, vingt-cinq mois après résection du canal pancréatique (**Laguesse**, 1906-*c*). Nous gardons actuellement au laboratoire deux autres animaux opérés dans les mêmes conditions, l'un depuis le 19 juin 1907, l'autre depuis le 31 janvier 1906. Ils sont tous deux gras et bien portants au moment où nous achevons ce mémoire (juillet 1908).

pourtant quelques-uns font des réserves, **Heiberg** par exemple (1907), **Swale Vincent et Thompson** (1907), trouvant que la démonstration n'est pas encore absolument complète. D'autres, **Ugo Lombroso** (1907), **Van Rynberk** (1907), reviennent, sous une forme un peu différente, à une opinion qu'a défendue **Renaut** (1899), et admettent que les acini participent eux aussi, et dans une large mesure, à la fonction interne.

Notre seconde proposition, dont le germe était dans une théorie assez différente de **Lewaschew** (1886), n'a pas eu le même bonheur. Avec **Giannelli**, **Massari**, et surtout avec **Diamare**, la plupart des auteurs se tiennent à la doctrine de la *pérennité des îlots*. Né par bourgeonnement des tubes pancréatiques primitifs indifférents, chacun d'eux se séparerait complètement du reste de la glande chez le fœtus (**Pearce**, **Küster**), et y resterait simplement inclus, à l'état de glandule endocrine invariable et permanente, de « corpuscule épithélial », d'organe *sui generis* par sa structure et sa fonction.

Pourtant, en 1906 déjà, nous pouvions citer **Mankowski** (1900-1901), **Dale** (1904), **Curtis et Gellé** (1905) comme adhérant nettement à la théorie du balancement. **Gentes**, **Kantorowicz**, **Orru Efisio** tendaient aussi, mais de façon moins décidée, à s'y ranger. **Perdrigeat et Tribondeau**, **Tschassownikow** (1900), **Schmidt**, **Guttmann**, **Karakascheff**, admettaient une partie seulement du cycle évolutif; pour les trois derniers la transformation n'aurait guère lieu que dans les cas pathologiques.

Depuis lors, la théorie du balancement a fait quelques progrès, avec **Bœhm** d'abord (1904), puis avec **Marassini** d'une part (1907), **Swale Vincent et Thompson** de l'autre (1907), qui y adhèrent complètement et apportent à l'appui des arguments de premier ordre.

Bœhm trouve partout des continuités entre les îlots et les acini, et considère par conséquent les premiers comme représentant un simple stade fonctionnel des seconds.

Marassini, chez le Lapin, décrit et figure avec la plus grande netteté les mêmes continuités sous les divers aspects que nous avons déjà décrits depuis longtemps. Mais, en outre, il met en évidence la variabilité des îlots en provoquant leur hypertrophie. Pour cela, il force l'animal à utiliser une grande quantité de

glucose, en lui en injectant dans le sang, en lui en donnant simultanément par la voie gastrique, et en réduisant au minimum toute autre nourriture. L'expérience est encore plus nette quand le canal pancréatique a été réséqué depuis longtemps, et surtout quand la glycosurie que finit par provoquer le régime sucré ne s'est établie que très tardivement et reste peu marquée, c'est-à-dire quand la majeure partie du sucre a été retenue dans l'organisme pour être utilisée. Dans ce cas, il est évident que l'hyperactivité fonctionnelle des îlots a été portée au maximum ; ils sont en effet hypertrophiés en bloc, et dans chacun de leurs éléments, et ils sont littéralement bourrés de petits granules fuchsinophiles. Sur les animaux à canal non réséqué, l'hypertrophie est moins marquée, mais encore très notable, les grains abondent, ainsi que les continuités avec le parenchyme exocrine, qui est manifestement en train de subir la transformation insulaire au pourtour des îlots en voie de croissance. **Marassini** donne donc de très sérieux arguments en faveur des déconstructions. Malheureusement, tout en admettant les reconstitutions, il ne les montre pas. Le balancement avec cycle complet lui paraît simplement très logique : l'exigence fonctionnelle cessant, une partie du tissu doit être capable de revenir à l'état acineux.

Swale Vincent et **Thompson** vont plus loin. Leurs observations personnelles s'étendent à toutes les classes de Vertébrés. Non seulement ils trouvent partout des continuités fréquentes, des transitions insensibles entre les deux parenchymes ; non seulement ils redécrivent même des lumières dans les cordons de certains Reptiles (*Kinosternon*) et de certains Poissons (*Amia*), mais ils montrent que l'inanition amène en quelques jours chez le Chien, chez le Pigeon surtout, une telle augmentation du nombre et du volume des îlots que la thèse de l'invariabilité devient absolument insoutenable. La sécrétine, chez les mêmes animaux, donne des résultats analogues, mais moins marqués, et du même genre que ceux obtenus par **Dale**. Enfin, les auteurs canadiens fournissent pour la première fois une preuve expérimentale du cycle complet d'évolution des îlots, et par conséquent du balancement. Trois Chiens ont été mis à jeun pendant quelques jours ; mais, au lieu de les tuer alors comme

les précédents pour montrer l'extension du tissu insulaire, on s'est remis à les nourrir, et on ne les a sacrifiés qu'après une période de repos qui a montré le retour du pancréas à l'état normal.

D'autre part, notre collègue et ami **Curtis** (1907), et notre commun élève le docteur **Gellé** (1907-1908), ont poursuivi leurs recherches anatomo-pathologiques. Ils ont montré qu'il existe un type de pancréas qu'on peut appeler diabétique, caractérisé par une sclérose fine, inter- et intra-acinique, des lésions des îlots, leur diminution de nombre, la surabondance très marquée des formes de transition et surtout des reconstructions d'acini, ou « formes de passage insulo-aciniques ». La sclérose peut être purement vasculaire, et, dans ce cas, frappe primitivement les îlots; plus souvent, elle est canaliculaire ascendante, liée à une lésion infectieuse chronique des voies d'excrétion, et n'atteint que secondairement l'organe endocrine. Les deux formes sont assez généralement associées. Les pancréatites oblitérantes simples, sans diabète, sont au contraire caractérisées par l'abondance des îlots en voie de formation et d'accroissement. Nous n'avons à retenir ici de ces travaux que cette constatation, c'est que les lésions du pancréas mettent en relief les formes de passage, et par conséquent le cycle évolutif de l'îlot.

Voici donc tout un nouveau faisceau de preuves en faveur du balancement. Ajoutons que, même parmi les auteurs qui n'en sont point partisans, plusieurs se trouvent forcés d'admettre la continuité entre les deux parenchymes. Tel est **Nerlich** (1906); telle est surtout **Lydia Dewitt** (1906). En reconstruisant des îlots en cire, d'après la méthode de **Born**, cet auteur s'est trouvé absolument obligé d'admettre chez le Lapin des continuités très fréquentes, sans la moindre *propria* ni autre ligne de démarcation interposée entre les cordons pleins périphériques de l'îlot et les acini voisins. Il figure, dans ses dessins de coupes et dans ses photographies de reconstitutions, ces continuités sous forme de calottes acineuses très élevées, coiffant l'extrémité de certains cordons à la façon de très épais croissants de Giannuzzi, comme nous l'avons décrit chez les Ophidiens. Mais, pour **Lydia Dewitt**, ce ne seraient là que les vestiges des rapports

embryonnaires originels entre les deux tissus, conservés d'aventure chez le Lapin « et autres formes inférieures », comme **Pearce** a montré qu'ils pouvaient l'être chez le fœtus syphilitique. Quant aux prétendues formes de transitions, ce seraient tout bonnement des acini au repos.

Quoi qu'il en soit, ici nous avons au moins des demi-concessions. Mais, en face, le groupe des irréductibles ne cesse de s'accroître [1]. C'étaient naguère **Heixheimer** (1906), **Pensa** (1905), **Rennie** (1905), **K. Helly** (1905), qui venaient s'y ajouter; ce sont plus récemment **Visentini** (1907-*a* et *b*), et **Heiberg** (1906-1907) [2]. Tous ces auteurs nient l'existence de continuités, l'existence de formes de transition et le balancement. Les deux derniers en date sont particulièrement tranchants dans leurs conclusions : **Visentini** n'a rencontré de continuités « chez aucun animal »; **Heiberg** ne peut constater que l'indépendance anatomique et la limitation précise des îlots. Quant aux prétendues formes de transition, ajoute-t-il, « leur présence postembryonnaire doit non seulement chez l'Homme, *mais dans tout le règne animal* [3], être considérée comme absolument exclue (völlig ausgeschlossen » (1907-*b*).

Ainsi donc, la théorie de la liaison des deux parenchymes [4] et du balancement a accumulé de nouvelles preuves; elle a fait des progrès dans les esprits, mais elle en a peu fait, puisque ses négateurs restent si nombreux, et peuvent se cantonner dans leur intransigeance. Il semble que, aux yeux de la plupart des pathologistes notamment, toute notre œuvre personnelle soit sans intérêt, parce que nous lui avons donné comme base principale l'histogenèse et l'histologie comparée. Le Mouton et son embryon, les Reptiles, ne sauraient les intéresser. Nous avons pourtant eu soin depuis longtemps (1894-*c*) de dire sommairement dans quelle mesure nos descriptions étaient applicables au pancréas de l'Homme adulte. En ce qui concerne le balance-

1. Nous le trouverions encore bien plus fourni si nous dépouillions toute la récente bibliographie pathologique.
2. **Lane** (1907) considère simplement la métamorphose comme « improbable ».
3. Non souligné dans l'original.
4. Il nous sera permis de nous étonner un peu de trouver nos conceptions rangées côte à côte avec celle de **Diamare** sous le nom de « théorie séparatiste » par **Van Rynberk**. Il explique, il est vrai, sa pensée, mais combien le mot est trompeur!

ment, nous signalions particulièrement l'existence de toute une série de « formes de transition » entre l'acinus et l'îlot, et d'autres « différentes des premières, conduisant de l'îlot typique à la reconstitution de nouveaux acini ». Sans pouvoir toujours alors les distinguer de façon absolument certaine les unes des autres, nous avions donné chez l'embryon, nous avons redonné chez les Reptiles, les caractères généraux qui permettent, dans tous les groupes de Vertébrés, de décider dans le plus grand nombre des cas entre une forme d'accroissement et une forme d'involution. Plus tard, en 1905 et 1906 notamment, ayant à notre disposition un matériel humain plus complet et une base solide, nous avons complété nos descriptions.

Devant l'insuffisance de toutes ces données pour entraîner la conviction, nous avons voulu réunir ici le plus grand nombre possible de descriptions et de figures choisies, montrant les continuités et les formes de transitions *chez l'Homme adulte*, de façon à guider ceux qui les rechercheront sans parti pris, mais en y mettant la méthode et la patience indispensables. Dans un premier chapitre, nous commencerons pourtant par décrire sommairement la structure des îlots en mettant à part ces questions de continuité, et en groupant ici des détails dont les uns sont inédits, dont les autres sont épars en des notes diverses. Renvoyant à notre *Revue* (1906-*b*) pour le reste, nous n'y développerons que les points ayant fait l'objet d'études toutes récentes de notre part ou de la part d'autres observateurs.

Technique. — Nous avons utilisé dans ces recherches des fixations et des colorations diverses. Une partie de notre matériel a été fixé à l'alcool à 90° simplement (pour les larges fragments), une autre au sublimé aqueux, acétifié ou non, une autre à notre mélange chromo-acéto-osmique fort (formule A ou J), ou au mélange ordinaire de Flemming, un certain nombre de fragments enfin au liquide de Zenker ou au bichromate acide, etc. L'hémalun, le Van Gieson, la safranine, la safranine-gentiane-orangé, etc., nous ont servi pour les colorations.

Mais nous tenons à insister sur deux précautions surtout, qui

sont indispensables pour étudier les liens existant entre les deux parenchymes. La première c'est de faire un certain nombre de grandes séries, et de n'étudier les îlots que sur la série complète des coupes intéressant chacun d'eux. Ce procédé a d'ailleurs eu l'avantage de nous permettre de faire un certain nombre de reconstitutions plastiques en cire d'après la méthode de **Born**. La seconde précaution indispensable est de colorer aussi vivement que possible les membranes propres, pour dépister les continuités, c'est-à-dire les points où ces membranes viennent à manquer. La picro-fuchsine d'après **Hansen**, le picro-ponceau d'après **Curtis**, donnent de bons résultats; mais c'est avant tout le picro-noir naphtol du dernier auteur que nous recommanderons, après safranine, parce que c'est lui qui nous a rendu les plus grands services.

Ajoutons enfin que les fragments étudiés ici proviennent des pancréas de 8 suppliciés, dont quatre ont été fixés par nous, 3 par M. le professeur **Debierre** ou ses aides, 1 par MM. les professeurs **Tourneux** et **Verdun**. Nous ne laisserons pas échapper l'occasion de remercier bien vivement nos excellents collègues [1]. Deux de ces suppliciés étaient loin d'être normaux; mais quatre au moins d'entre eux étaient jeunes, semblaient parfaitement sains; et le pancréas a été recueilli et fixé dans d'excellentes conditions. C'est presque exclusivement d'eux que nous parlerons.

II. — Les ilots de l'homme : disposition et structure.

Généralités. — Nous rappellerons [2] que les îlots de l'Homme sont généralement assez réguliers, se rapprochent plus ou moins de la forme globuleuse ou ellipsoïde (fig. 1 du texte); il en est pourtant d'allongés en boudin (fig. 2), de rétrécis en sablier, ou de plus irréguliers. Ils peuvent être lobés, mais superficiellement seulement en général. Plus rarement 2, 3 ou

1. La plupart de nos dessins dans le texte, et ceux de la planche en couleur, sont de M. **Michel Guillonneau**, dessinateur de la Faculté, qui a su donner l'impression exacte du tissu.

2. Voir pour les détails notre Revue générale (1906-*b*), et les notes à la *Société de Biologie* (1905-*a*, *b*, *c*).

4 îlots sont au contact l'un de l'autre et se dépriment réciproquement, mais gardent leur individualité, et restent séparés par une *propria* commune ou une pseudo-capsule un peu plus épaisse. La plupart ont de 1 à 2 dixièmes de millimètre dans leur plus grand diamètre. Nous les appelons *très petits* au-dessous de 100 μ, *petits* de 100 à 150 μ, *moyens* de 150 à 200 μ, *grands* au-

Fig. 1. — Un îlot de l'Homme (supplicié), dépassant à peine 200 μ, pouvant donc déjà être rangé parmi les gros, au milieu d'une plaque de tissu exocrine. — Sublimé acétifié. Safranine picro-noir naphtol. — Nachet. Oc. 3, Obj. 1 anciens, *camera*. — Le noir naphtol met bien en relief les vaisseaux de l'îlot grâce à leurs gaines amorphes épaisses, et sa membrane propre. Elle est plus épaisse sur une partie du pourtour que celle des acini environnants, souvent trop mince pour bien ressortir à ce faible grossissement.

dessus de 200 μ, *géants* au-dessus de 400 μ (fig. 2 du texte). Les petits et les moyens sont les plus abondants.

Les îlots sont assez irrégulièrement répartis; ils peuvent varier de nombre d'individu à individu, et aussi d'un point de la glande à un autre. Deux plages voisines ou deux lobules voisins peuvent être d'une richesse très différente en tissu endocrine. Les îlots tendent à être plus nombreux (en nombre quelquefois presque double) dans la queue de l'organe; mais cela ne nous a pas paru être une règle absolue. Chaque lobulin en possède plusieurs répartis dans toute son épaisseur, un peu plus

volontiers dans les parties centrales; très rarement on en rencontre de tout à fait superficiels. Les numérations de Sauer-

Fig. 2. — Un îlot géant chez l'homme, au milieu d'une plage exocrine; *ac*, acini; *vp*, amas de noyaux et de substance amorphe autour du vaisseau afférent principal en voie de pénétration; *c*, cloison interlobulaire. Alcool, hémalun, eau picriquée. — Nachet. Oc. 1. Obj. 2 anciens, *camera*.

beck et les nôtres concordent à établir une moyenne d'environ 1 îlot par millimètre carré de coupe.

Heiberg (1906-*a*) a fait récemment des numérations soignées sur 15 pancréas, dont 11 provenaient d'autopsie après maladie. Il a pris autant que possible un fragment sur chacun des tiers céphalique, somatique et caudal de l'organe. Sur la plupart de

ses sujets on trouve dans ses tables des nombres compris entre 30 à 100 îlots pour les deux tiers droits, et entre 100 à 150 pour le gauche, sur une surface de 50 mm². Mais il y a de si fortes variations individuelles que l'auteur lui-même ne cherche pas à établir des moyennes. Il serait arrivé à près de 2 îlots par millimètre carré pour l'ensemble de la glande. Nous avons trouvé souvent ce chiffre, mais par places seulement; pour l'ensemble il est presque double de celui que nous donnons plus haut. Il est possible que nous ayons, dans certains fragments où ils étaient moins en relief, laissé échapper de petits îlots. **Heiberg** se sert d'un plus fort grossissement, ce qui offre plus de sécurité. Quoi qu'il en soit, en réunissant les nombres trouvés par l'auteur danois à ceux de **Sauerbeck** et aux nôtres, on voit qu'en définitive c'est entre 1 et un peu moins de 2 îlots par millimètre carré qu'oscillent les moyennes.

Non seulement **Heiberg** a rencontré de façon constante davantage d'îlots dans le tiers juxta-splénique (quelquefois à peine plus, souvent le double et le triple, et jusqu'au quintuple), mais il fait remarquer que c'est dans cette région que le nombre varie le moins, de sujet à sujet. Bien que nous y ayons constaté de plus fortes variations, nous croyons qu'il y a là une indication précieuse : si l'on ne peut avoir des fragments pris en divers points, c'est dans la queue surtout, chez l'homme, qu'il faudra tâcher de se les procurer.

Nous avons évalué le nombre total des îlots à 10 par millimètre cube, ce qui ferait environ 1 centimètre cube de substance endocrine pour un pancréas moyen de 100 cent. cubes. **Lydia Dewitt** (1906), chez un Homme adulte « d'aspect sain », trouve que le volume moyen d'un îlot est de 0,0153 millimètres cubes, et calcule que la substance endocrine représenterait 2 p. 100 du volume total. **Heiberg**, en mesurant l'aire des îlots, et déduisant le rapport des volumes du rapport des surfaces, arrive aux chiffres 1 et 31 comme représentant les rapports respectifs des deux parenchymes, ce qui ferait 3,22 p. 100 du volume total pour la substance endocrine. Les proportions admises par ces deux auteurs, nous semblent un peu fortes pour une moyenne générale, bien que nous en trouvions d'analogues chez certains de nos sujets. Dans tous les cas, elles sont loin de

diminuer l'importance que nous avons attribuée au tissu endocrine chez l'Homme.

Architecture. — L'îlot est constitué d'un amas de cordons cellulaires pleins, tortueux, irréguliers. Plus exactement, ces cordons étant courts et largement anastomosés, on peut dire que l'îlot est, à la façon d'une petite parathyroïde, une masse cellulaire pleine unique, mais spongieuse, percée d'un réseau irrégulier de tunnels remplis par les vaisseaux capillaires, eux-mêmes irréguliers, bosselés et tortueux. L'examen de reconstitutions plastiques en cire confirme parfaitement cette description que nous avons donnée depuis longtemps (**L.** 1895-*c*). **Lydia Dewitt** (1906) a fait les premières de ces reconstitutions, et en donne de bonnes figures. Nous en avons exécuté plusieurs récemment nous-même. La surface assez régulière de la massette endocrine s'y montre percée de trous infundibuliformes, où s'engagent les capillaires dilatés. Une série de sections montrent dans son épaisseur les tunnels, qui la découpent par places en cordons assez nets, mais qui, plus espacés en d'autres points, laissent subsister de larges amas cellulaires irréguliers. **Lydia Dewitt** a fait observer qu'en général il y a vers le centre raréfaction du tissu, avec cordons épithéliaux plus minces et richesse vasculaire plus grande, tandis que les larges masses épithéliales sont plutôt périphériques. Nous verrons que cela caractérise surtout un stade d'évolution un peu avancé de l'îlot. Quelques cordons sont unistratifiés, la plupart sont pluristratifiés : jamais on n'y trouve de traces de lumières à l'état normal[1].

La cellule endocrine. — La cellule constituante est tantôt prismatique, et même quelquefois très haute (15 à 20 μ sur 5 à 8 de large), tantôt polyédrique assez régulière, à dimensions à peu près égales dans tous ses diamètres (6 à 7 μ sur 8 à 12). Elle est tantôt assez grosse, tantôt très petite, tantôt bien limitée, tantôt à contours indistincts, ce qui donne alors à l'ensemble un aspect syncytial. Cela varie entre les différents îlots et dans les différents points d'un même îlot; nous ver-

1. Les lumières existent chez les Reptiles; par un dernier perfectionnement, par une adaptation fonctionnelle plus exacte, elles ont disparu chez les Mammifères.

rons que c'est surtout en rapport avec les divers stades de l'évolution.

Les noyaux sont généralement arrondis ou ovoïdes, la plupart assez petits (4 à 6 μ); mais ils sont caractérisés surtout par leur taille très inégale, beaucoup atteignant 10 μ, quelques-uns 16 et davantage[1] dans leur plus grand diamètre. Ces derniers sont les « noyaux géants » de Pischinger. Les noyaux ont une membrane plus fine que dans les acini, des grains de chromatine plus nombreux et plus gros, un réseau de linine plus serré. Assez rarement on y trouve un gros nucléole unique, mais souvent plusieurs, relativement plus petits.

Matériel de sécrétion. — Le corps cellulaire est bourré de matériel de sécrétion, de vacuoles extrêmement petites et extrêmement serrées, ce qui imprime au cytoplasme une *architecture alvéolaire* très fine et très délicate. La plupart des réactifs fixateurs ne montrent que ces vacuoles, et comme leur contenu reste incolore ou à peu près après l'action des divers colorants[2], la cellule d'îlot tranche généralement par son aspect clair et un peu trouble. Certains réactifs pourtant permettent d'y déceler de petits *grains*. C'est déjà dans une certaine mesure possible avec le sublimé. C'est encore plus net avec notre mélange chromo-acéto-osmique fort, où l'acide acétique a été réduit au minimum (voir L. 1901, p. 160).

Dans ce dernier cas on peut, en décolorant suffisamment, faire trancher les îlots en sombre sur le fond du parenchyme exocrine, où les zones apicales seules sont vivement colorées du fait de la présence du zymogène (Pl. III, fig. 20). Nous sommes revenu récemment sur l'étude des fragments ainsi fixés, et colorés par safranine-gentiane-orangé. Dans la plupart des cellules d'îlot, et particulièrement dans les éléments prismatiques, nous retrouvons ces grains de sécrétion (ou ségrégation), quelquefois très clairsemés, plus souvent assez abondants. Ils sont bien moins gros, moins réguliers, plus mats que les grains de zymogène; ils se colorent assez vivement par le violet de gentiane, tandis que ces derniers ont plus d'élection pour la safra-

1. Nous en avons rencontré récemment de 19 et 20, sur 7 et 9 de large.
2. Jaunâtre après l'action de l'acide picrique (Pl. III, fig. 19).

nine. Ils n'ont ni la netteté, ni la forme sphérique régulière, ni la réfringence des grains endocrines des Reptiles; ils sont plus difficiles à fixer. Les plus gros d'entre eux exceptés, ils se détachent bien moins nettement sur le fond du cytoplasme[1]. Beaucoup semblent faire corps avec lui, et ne représenter que certains nœuds hypertrophiés et plus différenciés du réseau de fines cloisons qui séparent les vacuoles. Ces cloisons, dans les régions riches en grains, gardent elles-mêmes plus vivement la couleur violet rouge, lors de la décoloration, que les bases des cellules acineuses principales qu'on peut ici obtenir presque claires. L'aspect de la cellule reste avant tout finement vacuolaire, les granules nets n'étant jamais serrés (Pl. III, fig. 21, B). Il en est ainsi du moins si l'on emploie un très fort grossissement. Sans cette précaution, de tout le réseau alvéolaire on n'aperçoit bien que les nœuds, à l'exclusion des cloisons, et tout l'élément paraît beaucoup plus granuleux (très finement granuleux) qu'il ne l'est réellement[2] (Pl. III, fig. 21, A).

En un mot, le matériel de sécrétion nous apparaît ici accumulé sous deux formes : 1° sous l'aspect de fines vacuoles d'une substance légèrement colorable dans certaines conditions (liq. de Flemming, safranine), et qui paraît comme gommeuse; — 2° sous l'aspect de très petits grains contenus dans les points nodaux du réseau cytoplasmique alvéolaire. Ces grains semblent être en voie de différenciation, et correspondent aux petits grains non mûrs que nous avons décrits chez les Reptiles, les vacuoles correspondant très probablement au gros grains mûrs[3].

Nous nous sommes demandé ailleurs (L. 1906-*b*) si la cellule d'îlot élabore son matériel de sécrétion, ou si elle le reçoit tout formé de la cellule acineuse qui la précède, n'ayant qu'à le

1. Cela varie un peu avec les différents points d'une même coupe, selon les degrés de fixation et d'élection colorante. En certains points le cytoplasme de fond est moins coloré, et les granules se détachent mieux.

2. Cette remarque n'est pas superflue, car de nombreux auteurs n'ont pas vu les vacuoles, et figurent ainsi, criblées de petits grains, les cellules endocrines de Mammifères où nous trouvons la même constitution. Nous reconnaissons qu'il est d'ailleurs fort difficile de bien rendre cet aspect sur les planches, et nous ne prétendons pas y avoir complètement réussi. Dans notre dernier mémoire sur le Lapin, nous n'avons pas signalé de grains; il est assez probable qu'il y en avait, mais qu'ils n'ont pas été fixés.

3. Il est encore possible, mais bien moins vraisemblable, qu'il y ait là deux produits distincts, le liquide vacuolaire étant simplement destiné à dissoudre et entraîner le produit granuleux.

remanier. L'élaboration de toutes pièces, évidente dans les îlots primaires chez l'embryon de Mouton, l'élaboration analogue que nous ont montré depuis les îlots du Lapin persistants deux ans après la suppression du parenchyme exocrine, nous permettent de moins en moins de douter que la cellule ne possède cette propriété. L'existence de grains en voie de différenciation chez l'Homme vient encore à l'appui : la cellule endocrine nous paraît donc de plus en plus capable d'élaborer, et dans une assez large mesure. Il n'en est pas moins vrai que la présence du zymogène doit lui être extrêmement utile, et que, dans les conditions ordinaires de son fonctionnement, il s'agit plus souvent sans doute de remaniement que d'élaboration complète, puisque le cytoplasme qui travaille est un cytoplasme spécial, dans lequel s'est réincorporé le zymogène lors de la formation de l'îlot. Les rares éléments complètement clairs et uniquement vacuolisés qu'on trouve de place en place ont probablement épuisé ces réserves, et ne peuvent les reformer qu'avec quelque peine.

Au contraire les cellules prismatiques, éléments jeunes récemment dérivés des cellules acineuses, sont les plus chargées de petits grains, et ont le cytoplasme le plus colorable; le matériel de sécrétion accumulé (vacuoles et grains) y refoule le noyau à l'opposé du vaisseau (Pl. III, fig. 19 et 20).

Récemment, M.-A. Lane (1907), étudiant le Cobaye à l'aide de différents réactifs, a trouvé dans les îlots deux sortes de cellules : 1° des éléments du type A, plus rares, plus grands, qui, après fixation par l'alcool, le formol, etc., et coloration par la gentiane neutre de Bensley, apparaissent, à l'exclusion de tous autres, remplis de petits grains violets; — 2° des éléments du type B, plus petits, représentant la majorité des cellules endocrines, qui restent jaunes dans les préparations précédentes, et qui, au contraire, à l'exclusion des premiers, sont criblés de petits grains violets après fixation par le sublimé aqueux saturé, ou les mélanges de chrome et de sublimé. Les grains A disparaissent en présence de l'acide acétique, les grains B disparaissent en présence de l'alcool, et aussi du même acide. Les réactions de ces deux sortes de grains sont différentes de celles du zymogène. L'auteur en conclut que l'îlot a pour fonction de produire deux substances chimiquement différentes entre elles.

et différentes du zymogène. Si les deux types d'éléments représentent deux stades fonctionnels successifs, il y aurait, à ces deux stades, élaboration de deux sécrétions bien distinctes.

Lane prétend combattre une ne nos thèses : nous aurions soutenu que le grain endocrine est chimiquement identique au grain de zymogène. C'est exagéré. Nous avons dit que les grains endocrines « ont des réactions très voisines de celles des grains de zymogène, mais pourtant un peu différentes; ils sont donc vraisemblablement constitués par un ferment ou préferment très voisin mais non identique » (1899-*g*). Nous avons mis en relief la disparité de leurs caractères, et, particulièrement chez les Reptiles, leur résistance relative à l'acide acétique. Lane donne, chez les Mammifères, d'autres réactions spécifiques très précieuses [1] permettant d'établir la distinction : ce faisant, il accentue simplement les différences.

Quant aux deux sortes de grains qu'il décrit, nous n'y pouvons guère voir que deux états successifs du matériel de sécrétion, plus ou moins analogues à nos grains et à nos vacuoles. Certains liquides (variables d'espèce à espèce probablement) fixeraient les grains; d'autres les dissoudraient, précipiteraient au contraire et permettraient de colorer le liquide des vacuoles [2]. Il est possible pourtant qu'il s'agisse chez le Cobaye de deux sortes de grains différents, car nous avons signalé, dans cette espèce, la présence d'une variété de cellules analogues à celles du type A, vers la périphérie de l'*îlot*, ou même éparses dans les acini. Le liquide de Flemming y fixe de petits grains, qui peuvent être de nature particulière. Dans ce cas, les grains B pourraient correspondre soit aux grains non mûrs de l'Homme, soit aux vacuoles. C'est à examiner.

Ceci nous amène à rappeler que nous avons récemment signalé chez l'Homme (L. 1908-*a*) la présence d'*acini à grains basaux périphériques*, assez comparables à ceux des cellules A

1. La substance A diffère du zymogène, qui est fixé par le formol, l'acide nitrique 10 p. 100, et soluble dans l'alcool; — la substance B est, à l'inverse du zymogène, soluble dans le formol.

2. Rappelons encore une fois que ce liquide nous a paru être de consistance gommeuse; c'est donc un grain si l'on veut, et surtout si on peut le précipiter : les grains de ferment sont toujours des semi-fluides, et non des solides à la façon des grains d'amidon.

du Cobaye. Ces acini sont relativement rares, et il nous est encore difficile d'affirmer qu'il s'agit là d'un autre mode de sécrétion interne; cette sécrétion serait accompagnée d'un certain trouble, que décèle particulièrement l'aspect des noyaux. Par le liquide A, suivi de safranine-gentiane-orangé, nous les retrouvons colorés en rouge brique, différemment par conséquent des grains d'îlots et des grains de zymogène, entre lesquels ils sont intermédiaires par la taille.

Les cellules A du Cobaye, particulièrement lorsqu'elles sont éparses dans les acini, représentent en partie le *tissu bathychrome* de **Swale Vincent et Thompson** (1907), c'est-à-dire une variété de tissu endocrine se détachant en foncé dans les conditions où les îlots ordinaires « *leptochromes* » se détachent en clair. On peut encore englober sous le premier nom les îlots des Reptiles par exemple, où les grains endocrines se fixent si facilement. Mais nous ne croyons pas que ces distinctions soient bien nécessaires, puisqu'il s'agit en somme d'une simple différence, d'espèce à espèce, dans la facilité de fixer et de colorer le grain. A ce compte, ceux qui étudieraient les îlots de l'Homme par les réactifs ordinaires les rangeraient parmi les leptochromes, ceux qui emploieraient nos liquides A, D, ou J parmi les bathychromes. Les différentes réactions étudiées par **Lane** chez le Cobaye amèneraient au même résultat. D'ailleurs une bonne partie des plages décrites comme bathychromes par **Swale-Vincent et Thompson** ne sont certainement, comme ces auteurs eux-mêmes en conviennent dans leur appendice, que des plages de parenchyme exocrine ordinaire modifiées par l'action des réactifs fixateurs.

Rappelons enfin que la cellule d'îlot contient très souvent chez l'Homme adulte des gouttelettes graisseuses, caractérisées pour la plupart, comme l'a montré **Stangl** (1901), et comme nous l'avons confirmé, par un aspect annulaire; elles représentent en réalité des sphérules graisseuses creuses (**L.** 1906-*b*). **Sereni** (1905), qui les a étudiées récemment chez les animaux et particulièrement chez la Grenouille, trouve les gouttelettes graisseuses des îlots de taille à peu près égale entre elles, mais bien plus petites que celles des

acini, et reléguées pour la plupart au voisinage des capillaires.

Vaisseaux. — Les *vaisseaux intrinsèques*[1] sont de simples capillaires irréguliers, tortueux, glomérulés par places, offrant parfois aussi des cæcums. Ce sont des capillaires de calibre inégal, bosselés, dilatés, et surtout très facilement dilatables par une injection naturelle ou artificielle. **Lydia Dewitt** (1905-1906) les range parmi les sinusoïdes de Minot, dont ils se rapprochent un peu en effet par leurs caractères. Nous les avons injectés par les artères chez l'un de nos suppliciés, et figurés dans l'anatomie de **Poirier et Charpy** (**L.** 1900-*a*). **Lydia Dewitt** en a donné une figure d'ensemble. Elle a, sur le même îlot de l'Homme adulte, fait deux reconstitutions, l'une des cordons épithéliaux, l'autre des vaisseaux. Cette dernière donne une assez bonne idée de la richesse vasculaire de l'îlot, mais elle l'exagère un peu. L'auteur semble avoir suivi, pour l'établissement de ses deux modèles, la même ligne de contour, celle du cordon épithélial, sans tenir compte du retrait. Les vaisseaux sont, de ce fait, trop larges, et la masse spongieuse que forme l'ensemble trop dense, trop massive. Nous avons au contraire groupé sur une même reconstitution les cordons épithéliaux et les vaisseaux, en laissant subsister entre eux le retrait causé par la fixation, retrait qui nous semble porter presque exclusivement sur l'épithélium[2]. Nous avons ainsi obtenu, croyons-nous, une image se rapprochant davantage de la réalité.

Lydia Dewitt revient également sur la question de la nature artérielle ou veineuse des vaisseaux. Elle n'a jamais vu de « vaisseau musclé » entrer dans un îlot. Au contraire, elle aurait constaté plusieurs fois (chez les animaux : Rat, Pigeon, etc.) la sortie d'un petit troncule allant directement se jeter dans une veine voisine. C'était nettement indiqué chez le Rat, dans un cas de congestion veineuse particulièrement. Dans la double injection, ce serait toujours la masse veineuse qui remplirait l'îlot. Mais l'auteur américain oublie ici qu'il a injecté les veines au

1. On peut diviser en effet les vaisseaux en *intrinsèques* et *extrinsèques*. Ces derniers forment à la surface de l'îlot un réseau très riche, sont généralement peu dilatés, assez réguliers, et privés des gaines amorphes épaissies.
2. Puisqu'on le trouve également très marqué à la périphérie de l'îlot.

bleu de Prusse, masse entièrement fluide et très pénétrante, les artères, au contraire, avec une masse granuleuse de cinabre ou d'outremer; dans ces conditions, l'équilibre est rompu en faveur de la première. Tous ceux qui ont fait l'injection artérielle au bleu de Prusse savent avec quelle facilité toute particulière on remplit les vaisseaux insulaires par cette voie. Nous avons, pour nos reconstitutions, et aussi en cherchant les continuités, suivi avec soin dans ce nouveau travail les vaisseaux afférents et efférents. Ces derniers se perdaient tous dans le réseau capillaire du parenchyme exocrine. Il ne nous paraît pas douteux pourtant que, si un troncule veineux s'était rencontré au voisinage, l'un d'eux, plus gros, eut pu s'y diriger directement (comme de tout autre point du parenchyme d'ailleurs) ainsi que le figure Lydia Dewitt chez le Rat. Les afférents étaient aussi de simples capillaires. Mais, dans les îlots d'un certain volume surtout, il y avait généralement un afférent principal (ou deux), en continuité à quelque distance de là avec l'extrémité d'une artériole, ou avec un gros capillaire artériel collatéral. Sauf très rares exceptions (pour certains très gros îlots), cet afférent, qui semblait souvent continuer par sa direction et son calibre le troncule artériel, était un gros capillaire artériel et non une artère, car il avait perdu ses fibres musculaires, et ne possédait, en dehors de l'endothélium, qu'une mince adventice conjonctive. Dans certains cas les fibres musculaires avaient cessé à 10 ou 20 μ de l'îlot; mais, dans d'autres, le vaisseau en était déjà privé sur un parcours de 50 à plus de 100 μ avant son entrée[1]. Nous en resterons donc à notre ancienne conclusion : le réseau capillaire des îlots ne représente qu'une variation locale et temporaire du réseau capillaire général de la glande, avec lequel il est en continuité. Les îlots ont pourtant une tendance manifeste à se cantonner à peu de distance de la terminaison des artérioles, qui y envoient de gros afférents directs, mais très généralement non musclés.

L'une de nos reconstitutions a porté sur un petit îlot qui,

1. Sur l'îlot des planches I et II, l'artère (13 à 18) vient presque jusqu'au contact de l'îlot, mais le capillaire principal qui en naît rampe sur un trajet de 40 μ environ à la surface avant d'y pénétrer.

très exceptionnellement, était privé de toute continuité, avec le parenchyme voisin, à cause probablement de sa position particulière entre deux îlots plus gros qui lui étaient tangents. On voyait un des gros capillaires artériels dont nous venons de parler venir s'y appliquer tangentiellement, et envoyer presque à angle droit une grosse branche pénétrante[1], qui se terminait au centre de l'îlot en un simple cæcum élargi en massue. Les cellules endocrines étaient assez régulièrement orientées autour de ce cul-de-sac vasculaire, et l'îlot représentait ainsi un type remarquable d'*acinus interverti*. Le cæcum paraissait être en train de se dédoubler à l'extrémité, en anneau de clef, et il est probable que le dédoublement aurait gagné vers le point de pénétration pour convertir peu à peu la cæcum en une anse.

Nerfs. — En ce qui concerne les nerfs, nous n'avons pas chez l'Homme de documents personnels. Rappelons que, d'après **Pensa** (1905), chez les Mammifères[2], l'îlot est caractérisé par un fin plexus péri-insulaire et intra-insulaire (suivant le cours des vaisseaux) bien plus riche que le plexus péri-acineux.

Tissu conjonctif. — Nous avons parlé ailleurs (1905-*b*, 1906-*b*) du *tissu conjonctif*. Rappelons qu'il est surtout et presque exclusivement constitué de substance amorphe, contenant de nombreux noyaux souvent entourés d'un reste d'endoplasme assez visible. Dans cet état, il forme autour de l'îlot une *membrane propre* analogue à celle des acini, mais souvent épaissie sur certains points de façon à former une sorte de pseudo-capsule. Sous cet état surtout, il revêt les vaisseaux capillaires pénétrants d'une gaine assez épaisse, que le picro-noir naphtol met bien en évidence, et qu'on apercevra facilement sur la plupart de nos figures. Dans certaines préparations, sa vive coloration bleue, sa largeur suffisent à mettre en relief les îlots. Cette gaine offre des stries, des inégalités de surface, des inégalités de coloration et de densité; mais il est exceptionnel qu'on y trouve des

1. Nous avons la même disposition dans la reconstitution d'un îlot de taille moyenne, mais ici la branche pénétrante se ramifie, et s'anastomose avec de plus petites : 15 vaisseaux en tout percent la coque de l'îlot; on ne peut déterminer le sens du courant que pour ceux qui sont en continuité plus ou moins directe avec l'artère.

2. Il n'a étudié particulièrement les nerfs que chez le Chien et le Chat.

fibres, sauf au niveau où elle est le plus épaisse, c'est-à-dire au point de pénétration et le long de l'afférent principal, sur les très gros îlots. Et encore ce sont généralement quelques simples fines fibres [1]. On en trouve aussi quelques-unes au niveau des épaississements de la capsule. Il n'existe pas d'autre charpente conjonctive, pas d'autres *septa* dans l'îlot, ou, plus exactement, ces *septa* n'existent que très rarement, lorsqu'il y a de véritables lobes [2].

La *gaine amorphe des capillaires*, élément principal de la charpente de l'îlot, représente la membrane propre commune du capillaire et du cordon. Peu développée chez la plupart des animaux, elle atteint chez l'Homme une épaisseur qui semble plutôt nuisible à la fonction. Cela est probablement en rapport avec les changements continuels et assez rapides que subit ici l'îlot au cours de son évolution. La substance amorphe qui forme la membrane propre des acini en voie de déconstruction, viendrait s'amasser provisoirement autour des vaisseaux. Nous verrons bientôt que tout plaide en faveur de cette manière de voir. Les remaniements continuels de cette substance amorphe, la véritable amiboïdité que nous y surprendrons bientôt, montre que, loin d'être une matière morte, comme l'ont dit quelques auteurs, c'est une substance éminemment active et vivante, une sorte de cytoplasme (exoplasme) simplement modifié, et plus ou moins chargé de précollagène, ou même complètement transformé en précollagène, mais sans perdre ses propriétés vitales essentielles.

Les zones acineuses péri-insulaires. — Jarotsky a signalé en 1899, sur la Souris en état d'inanition, la richesse toute particulière en zymogène de la ceinture d'acini entourant immédiatement un îlot. Nous avons retrouvé en 1902 (*d*) ces ceintures, ou plutôt ces coques, que nous avons nommées zones péri-insulaires. Nous n'avions pas eu l'occasion de les observer nettement

1. Dès qu'elles sont plus développées, on peut dire qu'il y a commencement de sclérose.

2. Quand on rencontre 3 ou 4 îlots groupés, au contact l'un de l'autre, et séparés uniquement par des *septa* et des vaisseaux, le plus souvent il conservent leur indépendance, et doivent être considérés comme autant d'îlots d'origine distincte, entrés secondairement en contact. On ne peut parler d'îlot lobé que lorsque primitivement ou secondairement ces *septa* sont incomplets.

sur l'Homme adulte, quand, récemment, le Docteur Gellé (G. et Pél. 1908) les a signalées, et nous les a montrées très nettes, dans un cas de cancer de l'estomac où il y avait probablement compression du canal près de son abouchement, mais où, en outre, le malade se trouvait véritablement, depuis un certain temps, en état d'inanition. Comme dans les premiers jours qui suivent la ligature expérimentale, les canaux intercalaires étaient très dilatés et multipliés, les acini étaient en voie d'atrophie, petits et à petites cellules roses (picro-ponceau) dépourvues ou presque dépourvues de zymogène. Or, sur ce fond, autour des îlots gros et nombreux par places, tranchaient merveilleusement de larges zones péri-insulaires, formées de beaux acini à grosses cellules en majeure partie jaunes, bourrées de zymogène. L'inanition a agi ici comme chez la Souris et chez les Reptiles, aidée sans doute par la suppression ou plus probablement la diminution de la sécrétion. Et l'existence de ces zones, ici comme ailleurs, reste un des arguments en faveur de la variation, de l'accroissement des îlots, et de la liaison des deux parenchymes. Pourquoi en effet le parenchyme exocrine resterait-il bien développé et bourré de zymogène autour des îlots, alors que partout ailleurs il est en voie d'atrophie manifeste, s'il n'était fonctionnellement lié à ces formations d'une façon intime? s'il ne servait à leur extension, comme le montrent de nombreuses continuités?

III. — Continuités entre les îlots de l'homme et les cavités sécrétantes; îlots en voie de formation et d'accroissement (déconstructions d'acini).

Les images les plus simples sont celles qui montrent, soit quelques cellules insulaires seulement dans une cavité sécrétante sous la même membrane propre périphérique commune, et en pleine continuité avec les cellules acineuses, soit quelques cellules acineuses éparses dans un îlot, et de préférence vers la périphérie. Pour nous ce sont-là les deux termes extrêmes de la période d'accroissement : la première image indique très généralement chez l'Homme un îlot en voie de formation, la seconde

un îlot qui achève l'annexion d'un territoire acineux pour entrer sur toute son étendue en période d'état. Entre les deux nous trouvons toutes les phases successives de la période d'accroissement.

Nous allons mettre progressivement sous les yeux du lecteur quelques-unes des observations les plus probantes que nous avons pu faire à ce sujet.

Voici d'abord un îlot *en voie de formation*, et réduit encore à quelques cellules. Nous le choisissons sur le supplicié Po..., à la périphérie d'un fragment fixé au sublimé acétique, et dans un point où, un peu exceptionnellement, l'action de l'acide avait été assez neutralisée par la présence du bichlorure pour que les grains de zymogène fussent en majorité conservés. Considérez attentivement l'acinus *a* (Pl. III, fig. 19), adossé en haut à une artériole coupée très obliquement, et entouré de tous autres côtés par d'autres acini, *b*, *c*, etc., bourrés de zymogène.

La cavité sécrétante est, sur cette coupe, bien isolée des autres par une membrane propre colorée en bleu par le noir naphtol. Mais, sous cette enveloppe commune, nous pouvons distinguer deux parties bien différentes.

Les 3/5 de droite environ de cette cavité sécrétante sont constitués normalement : autour d'un groupe pénétrant de 5 centro-acineuses claires *ca*, 6 ou 7 cellules principales, à limites peu nettes par places, à noyau souvent masqué, à zone basale peu élevée, légèrement striée et assez vivement colorée en rouge-rose par la safranine, se distinguent surtout par une zone apicale très développée et bourrée de grains de zymogène rutilants, qui débordent sur les côtés des noyaux. Les éléments sont presque au maximum de chargement.

Dans les 2/5 de gauche, au contraire, l'œil est immédiatement attiré par l'absence de zymogène, l'aspect clair et la teinte jaunâtre des corps cellulaires où ne se distinguent point deux zones, la position anormale des noyaux. En ce point, un vaisseau capillaire contenant une hématie a déprimé le pourtour de l'acinus, et s'y est creusé une encoche, profonde déjà. C'est, à n'en pas douter, l'origine des modifications de la région voisine. Il semble bien ici, en effet, comme nous l'avons décrit ailleurs

chez les Ophidiens, que les cellules aient, sous cette influence, changé soudain de polarité, et tourné le dos à la lumière centrale pour regarder vers le vaisseau, autour duquel elles s'irradient très nettement, et au contact duquel elles rassemblent leur matériel de sécrétion, profondément remanié. Trois de ces cellules surtout ont manifestement changé de forme. Elles se sont allongées, sont devenues presque prismatiques. Plus exactement, ce sont maintenant de hautes pyramides tronquées, dont la base étroite, au lieu de reposer sur la *propria*, s'adosse au groupe centro-acineux. Contre cette base a émigré le noyau, qui, dans deux au moins, a perdu son gros nucléole et s'est enrichi en petites massettes de chromatine. Le corps cellulaire a perdu ses caractères primitifs, parce que, dans toute son étendue sans distinction de zone, il est criblé de très petites vacuoles serrées, remplies d'une substance qui a légèrement retenu l'acide picrique, et a pris de ce fait un aspect clair et jaunâtre. Les vacuoles sont séparées par de très minces cloisons cytoplasmiques rosées, présentant à leur point d'entrecroisement des renflements nodaux très épaissis par places. Les cloisons sont si fines, les vacuoles si serrées, qu'au premier coup d'œil la cellule apparaît vaguement granuleuse. De fins granules rutilants disséminés çà et là contribuent à donner cette impression. Mais une analyse plus serrée avec un bon objectif à immersion éclaire sur la véritable architecture du corps cellulaire.

Entre les deux parties de l'acinus, à tendances si opposées, on remarque une zone de transition et de liaison constituée par deux cellules seulement. Celle de gauche a la même structure que les précédentes, mais la forme diffère. L'élément est encore gêné dans son évolution par sa situation même. Par son côté inférieur et gauche il est attiré dans l'irradiation autour du capillaire, mais son noyau, en s'éloignant de celui-ci suivant un des rayons, est venu buter contre la face latérale droite, et reste encore basal. Autour de lui, un peu de cytoplasme foncé résiste encore à l'envahissement vacuolaire. Tout en appartenant déjà, en somme, au groupe insulaire, cette cellule est donc incomplètement conquise, et subit encore l'influence des deux centres d'attraction.

La cellule de droite, tout en subissant les deux mêmes influences, appartient encore manifestement au contraire au groupe exocrine, dont elle possède les principaux caractères. C'est une large pyramide à zone basale adossée à la *propria*, sombre, rosée, légèrement striée, à zone apicale contenant du zymogène. Mais, sur tout le côté gauche, ce zymogène tend à disparaître, remplacé par places par des grains épars, plus fins, et surtout par de petites vacuoles jaunâtres.

Sur la coupe précédente il n'y avait plus trace de cellules d'îlot; l'acinus lui-même était coupé plus ou moins tangentiellement. Sur la suivante, au contraire, on reconnaissait facilement sa forme, et l'on y trouvait, au même point, deux cellules insulaires seulement. Le capillaire était reculé et ne proéminait plus. De ce côté, les limites de l'acinus étaient peu nettes et il tendait à se fusionner avec le voisin (*c*), ce qui arrive souvent dans les points qui sont en voie de transformation.

Voici donc un groupe de 6 à 7 cellules seulement, incluses dans un acinus, ayant tous les caractères des éléments insulaires jeunes [1], commençant manifestement à s'irradier autour d'un vaisseau capillaire légèrement pénétrant, et cessant d'obéir aux lois de groupement ordinaires des cellules acineuses. N'avons-nous pas sous les yeux un exemple typique d'îlot en voie de formation, d'îlot à ses premiers débuts sous l'influence modelante du vaisseau? Remarquons la simple proéminence que fait celui-ci. Elle s'accentue selon les points, soit sous la forme d'anse s'incurvant de plus en plus, soit sous la forme de simple cæcum. Nous avons observé un de ceux-ci qui semblait se dédoubler à l'extrémité en anneau de clef, à la façon des lymphatiques en voie de développement décrits par **Ranvier**; le dédoublement, en gagnant le pédicule, finit sans doute par donner encore généralement une anse.

Nous avons maintes fois trouvé dans un acinus, sur divers suppliciés, et sur des fragments diversement fixés, des îlots en voie de formation, ainsi réduits à quelques cellules seulement.

1. Nous avons montré ailleurs que, dans un îlot, les cellules prismatiques comme ici, et nettement irradiées autour d'un vaisseau, sont en général récemment annexées.

Nous croyons pouvoir nous borner à la description détaillée de celui-ci, tellement il est typique, et si bonnes sont les conditions dans lesquelles il se présente, au milieu d'une région bien fixée et à zymogène conservé. La figure 20 (Pl. III) en reproduit un second, pris sur un fragment fixé avec notre mélange chromo-acéto-osmique fort A, mais déjà plus avancé en évolution, et en

Fig. 3. — Très petit îlot de l'Homme, entouré d'une *propria mp*, et contenant un seul vaisseau *v*. Il est en continuité, en bas et à droite, avec le petit acinus *a*, contenant deux centro-acineuses *ca*. — Zeiss. Obj. apochr. Imm. homog. 1.5. Oc. 4. *camera* Reichert. — Sublimé acétifié. Safranine, picro-noir naphtol.

continuité avec deux acini voisins, l'un en haut, l'autre en bas.

Nous montrerons maintenant quelques exemples d'îlots, petits encore, et en voie d'*accroissement* manifeste aux dépens des cavités sécrétantes voisines. D'une façon générale, nous pouvons dire que la plupart des petits îlots de l'Homme sont destinés à s'accroître. C'est parmi eux en effet qu'on trouve le plus facilement des images de continuité; et s'il est des auteurs qui ne les ont pas vues, c'est probablement parce qu'ils ont négligé l'observation des petites formes à limites peu nettes.

Voici par exemple (fig. 3 du texte) un très petit îlot, avec un

seul vaisseau au centre, et bien limité par une membrane propre d'un bleu vif, sur tout son pourtour sauf au coin inférieur droit. Ici, la rangée d'éléments qui borde inférieurement le capillaire se continue régulièrement avec les cellules principales d'un petit acinus hémisphérique pourvu encore de deux

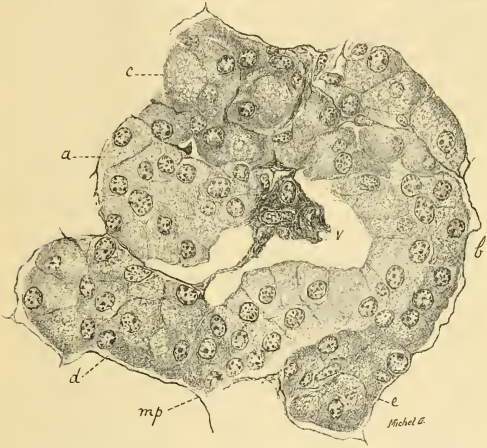


Fig. 4. — Très petit îlot de l'Homme en continuité de tous côtés, sauf à gauche, avec le parenchyme exocrine voisin. *c*, *b*, *e*, *d*; *v*, vaisseau intrinsèque avec épaisse gaine conjonctive amorphe nucléée, *mp*, membrane propre. — Même échelle que fig. 3. — Même fixation, même coloration.

centro-acineuses *ca*. La membrane propre qui séparait l'une de celles-ci de l'îlot a déjà disparu; cette membrane se retire peu à peu de gauche à droite.

Dans la figure 4 (texte), nous avons encore un très petit îlot, avec vaisseau central montrant une large gaine amorphe parsemée de noyaux, et vivement colorée en bleu. Mais ici, sauf à gauche, les limites nettes manquent absolument, et l'on ne peut reconnaître le tissu endocrine qu'aux propriétés, d'ailleurs caractéristiques, de ses éléments. Sur la coupe représentée, il paraît

morcelé en deux parties, séparées par le vaisseau central et le retrait de fixation qui s'est créé autour de lui. La moitié gauche *a* forme un petit amas arrondi, qui se continue supérieurement avec un amas (*c*) un peu disloqué de cellules acineuses à gros nucléole unique, à base foncée, à sommet criblé d'assez grosses vacuoles, dont chacune correspond à un grain de zymogène dissous. Au milieu de la ligne de contact persiste encore un débris de *propria*, à gauche un second petit fragment en voie de retrait. La moitié droite de l'îlot forme un demi-cercle constitué par une seule rangée d'éléments assez élevés, et disposés radiairement autour du vaisseau. Cet arc se continue à ses deux extrémités, sans interposition de quoi que ce soit, avec des cellules acineuses. En haut le passage est brusque, en bas la transition est graduelle, et le cordon peu à peu se renfle en une massue acineuse (*d*) coupée un peu tangentiellement. De plus, l'arc appuie sa convexité contre une rangée d'éléments, dont les supérieurs ont des caractères intermédiaires *b*, dont les inférieurs ont ceux des cellules principales; et peu à peu cette rangée se dédouble aussi, et prend très nettement les caractères d'une petite cavité sécrétante terminale pourvue de deux cellules centro-acineuses (*e*). Une membrane propre nette, vivement colorée en bleu par le picro-noir naphtol, n'apparait qu'en dehors de tout ceci. Qui voudrait nier ici les continuités? qui se chargerait de tracer les limites exactes de l'îlot? et où placerait-on, pour l'envelopper, la « capsule fibreuse » dans laquelle l'enserrent tant d'auteurs?

Mais de pareilles images ne sont point rares. Nous pourrions les multiplier. Prenons des îlots un peu plus gros, montrant plusieurs vaisseaux sur la coupe; il nous arrivera fréquemment de ne pouvoir en limiter le tissu, tellement celui-ci, de tous côtés, présente des cordons pleins, qui, insensiblement ou brusquement, se transforment en acini bien nets, ou en amas de cellules acineuses. Évidemment ces amas n'ont pas toujours une ordonnance absolument typique, mais nous en verrons bientôt la raison. Nous verrons qu'au contact d'un îlot en voie d'accroissement les cellules acineuses tendent à perdre par places leurs liens et leur mode de groupement caractéristique, qu'elles subis-

sent souvent une sorte de désorientation, que les membranes propres disparaissent, que des cavités sécrétantes d'abord distinctes s'adossent, puis se fusionnent. Qu'en résulte-t-il? C'est que souvent l'observateur, ne trouvant, dans un point examiné, ni acini nets, ni limites précises de l'îlot, abandonne la région, et se met à la recherche de quelque meilleur exemple. Pour cela, il commence par choisir quelque gros îlot typique bien rétracté, bien encapsulé dans sa *propria*, et inspecte avec soin son pourtour. Mais, agir ainsi, n'est-ce point fuir les occasions d'observer les continuités les plus évidentes? Point n'est besoin que les formes des groupements acineux insulaires soient conservées; pour étudier les relations entre les deux parenchymes il suffit que nous ayons sous les yeux une région bien fixée, bien colorée, où cellules d'îlot et cellules acineuses soient bien caractérisées, où les membranes propres soient mises en évidence. Or, nous n'avons donné jusqu'ici que des exemples choisi dans d'excellents fragments fixés au sublimé acétique, colorés à la safranine et au picro-noir naphtol de Curtis. Dans ces conditions, surtout en forçant un peu la dernière coloration, les membranes propres, comme nous l'avons déjà dit, se détachent en bleu foncé, encerclant îlots et acini, et, partout où elles manquent, leur absence est facile à déceler. Partout les cellules acineuses sont reconnaissables à leur gros nucléole, à leur zone basale d'un rouge-rosé assez foncé, à leur zone apicale largement vacuolisée, le zymogène ayant été généralement dissous, et chaque grain laissant après sa disparition une vacuole correspondante. Enfin, les éléments insulaires se détachent en clair, bourrés de fines vacuoles; ils se reconnaissent facilement à leurs noyaux serrés, de taille inégale, généralement dépourvus du gros nucléole unique, etc. Ces caractères, ceux des vaisseaux avec leurs larges gaines amorphes, suffisent pour limiter le tissu d'îlot, et il se limite nettement, en l'absence même de toute *propria*, partout où il n'y a pas d'éléments de transition assurant un passage graduel.

La figure 5 (du texte) représente un petit îlot un peu plus gros que les précédents, et qu'on a été obligé pour cela de reproduire à un plus faible grossissement. De tous côtés, sauf

à droite où il s'est fortement retiré de la *propria*, il se continue avec du tissu exocrine, un peu disloqué par places. Sauf celui du coin supérieur gauche, qui est encerclé par sa *propria*, les acini assez nombreux (surtout en bas), qui sont ici représentés,

Fig. 5. — Petit îlot de l'Homme en continuité en haut et en bas, sur une large surface, avec le parenchyme exocrine voisin, en *a*, *b*, *c* notamment; *v*, *v*, capillaires pénétrants. — Fixation et coloration comme Fig. 3 et 4. — Zeiss, même objectif, Oc. 2 *camera*, Reichert.

constituent un ensemble à peu près continu, où les membranes propres sont disparues ou en voie de disparition, ensemble qu'aucune ligne de démarcation ne sépare de l'îlot, et qui, vraisemblablement, était destiné à être tout entier annexé et transformé par lui. En plusieurs points des vaisseaux déjà pénètrent cette masse ou la bordent. La continuité des cordons pleins avec les acini est particulièrement nette aux 3 sommets

du triangle dans lequel on peut à peu près enfermer l'îlot : en *a* (surtout un peu à gauche), en *b* et en *c*.

Nous aurions pu faire dessiner de nombreux îlots de taille égale ou supérieure à celui-ci, et tout aussi peu limités, ou

Fig. 6. — Petit îlot de l'Homme en voie d'accroissement par toute sa périphérie, qui présente particulièrement, en *d*, *e*, *f*, des restes acineux en calotte ou en coin, réduits à quelques cellules ; *mp*, membrane propre. — Même fixation, même coloration, même échelle que Fig. 5.

moins bien limités encore. Mais nous voudrions maintenant attirer l'attention sur quelques autres variétés de continuité que nous avons déjà brièvement signalées (L. 1907). Prenons la figure 6 (texte). Nous verrons un îlot moyen assez régulièrement encerclé par sa membrane propre. Mais, sous cette membrane enveloppante, nous trouvons, en continuité étroite avec l'îlot, trois petits groupes d'acini plus ou moins fusionnés, aux trois

angles supérieur (*a*), inférieur gauche (*c*) et inférieur droit (*b*). Remarquons que les deux culs-de-sac acineux, situés en ce dernier point, sont encore à demi séparés l'un de l'autre par une *propria*, mais que celui des deux qui touche à l'îlot (le gauche *b'*) s'adosse au contraire à lui sans s'y confondre, mais sans l'intermédiaire d'une membrane propre. Évidemment celle-ci a déjà disparu. Au niveau du pédicule qui réunit cette petite grappe à l'îlot, on retrouve sans peine les vestiges d'un petit acinus (*b''*), dont la partie droite est bien conservée, dont la partie supérieure est constituée de 2 cellules présentant des caractères intermédiaires, et encore irradiées autour du point où se trouvait la lumière, tandis que tout le reste ne se distingue plus du tissu endocrine.

Tout ceci est déjà très intéressant; mais, si nous avons donné cette figure, c'est surtout pour insister sur ce fait qu'un îlot assez bien individualisé, comme sur cette coupe, peut être bordé d'un cercle presque ininterrompu de vestiges acineux réduits à quelques éléments, vestiges dont il est bien difficile d'expliquer la présence autrement que par notre théorie du remaniement continu.

Ces groupes sont en *d*, *e*, *f*. En *d*, le fragment acineux est encore assez considérable. Mais voyez, en *e*, ce groupe de 3 cellules principales d'acinus, nettement reconnaissables comme telles à leur gros nucléole, à leur base foncée, aux vacuoles à zymogène abondantes que contiennent encore les deux supérieures[1]. Ces trois éléments sont groupés en un coin, qui s'encastre profondément dans le tissu endocrine, avec lequel il fait corps sans interposition d'aucune membranule. Si nous comparions un instant l'îlot à une bille de bois grossièrement équarrie, nous pourrions dire qu'il semble qu'on y ait enfoncé en ce point une cheville d'un bois différent, avant de façonner la surface extérieure de l'ensemble. En face, en *f*, nous retrouvons un coin analogue, mais conformé de façon un peu différente. Enfin, au coin inférieur droit de l'îlot, au contact de *b'*, nous retrouvons une cellule acineuse isolée, mais qui a perdu son

1. Dans nos fragments fixés au liq. A nous trouvons des images semblables, avec les grains de zymogène conservés et vivement colorables.

zymogène, également insérée en cheville dans le contour de l'amas endocrine.

En suivant la série des coupes, on voit le coin *e* diminuer sur la coupe précédente, augmenter un peu au contraire sur la suivante, mais garder le même aspect. Plus loin il touche à un autre vestige acineux plus considérable, et mieux individualisé. Il se comporte en un mot dans son ensemble comme sur la première coupe examinée, à la façon d'une véritable cheville à large base, d'une sorte de petit secteur sphérique constitué d'un petit amas de cellules radiées, et qu'on aurait découpé dans un acinus globuleux. Le coin *f* est encore plus petit, et semble réduit en tout à 4 ou 5 éléments; on ne le retrouve que sur deux coupes[1].

Souvent nous avons constaté des faits analogues. Certains îlots sont ainsi comme chevillés sur presque toute leur surface de débris acineux. Parfois ces débris sont plus larges et s'étalent en cupules. On dirait de ces boules qu'on recouvre en majeure partie de clous à large tête pour les empêcher de s'user. Ces aspects étaient particulièrement nets sur certains îlots du pancréas d'un autre supplicié, simplement fixés à l'alcool et colorés à l'hémalun. Le centre de l'îlot restait absolument clair; la périphérie était bordée, de place en place, de ces coins ou de ces plaques vivement colorées, s'élargissant et se soulevant parfois en de véritables calottes acineuses, ou même en de petits acini très saillants, encore pédiculisés. Sur certains îlots, cette singulière bordure était presque continue, et revêtait presque tout le pourtour ou la moitié du pourtour; sur d'autres elle était limitée à quelques points.

Voici pourquoi nous croyons devoir insister sur cette observation. Quelques auteurs admettent des continuités avec le tissu exocrine sans en conclure à la variabilité, à la métamorphose des deux parenchymes l'un dans l'autre. Ainsi Diamare, dans son mémoire de 1905, finit par admettre un mélange des deux chez le fœtus seulement, et il l'explique en supposant que les acini ont bourgeonné aux dépens de tubes pancréatiques pri-

1. L'îlot, suivi sur la série des coupes, était hérissé de continuités de tous côtés, et finissait par y perdre toute forme nette.

mitifs indifférents déjà chargés de petits îlots, qui sont entraînés dans les bourgeons. **Lydia Dewitt** (1906), comme nous l'avons vu, se voit forcée d'admettre et de décrire les continuités chez le Lapin adulte, mais elle y voit un simple vestige, chez « quelques formes inférieures », des rapports embryonnaires primitifs. Or **Lydia Dewitt** n'a admis que la présence de calottes tubuleuses exocrines plus ou moins profondes coiffant çà et là les cordons pleins périphériques. Il est déjà bien difficile, au point de vue fonctionnel, de comprendre la persistance de ces tubes sécréteurs depuis l'âge fœtal, en l'absence de toute voie ouverte à leur sécrétion. Mais combien il l'est plus encore d'imaginer l'immobilité, depuis la période embryonnaire, des coins cellulaires que nous venons de décrire! Est-il vraisemblable que 5 ou 10 cellules exocrines, formant cheville enfoncée dans la périphérie d'un îlot, aient conservé pendant vingt à trente ans, chez nos suppliciés, leur disposition radiée régulière autour d'une lumière absente, comme si le secteur sphérique que représente leur ensemble venait d'être découpé dans un acinus globuleux? Est-ce possible, alors que nous voyons non loin de là des acini où à une certaine période de l'évolution les éléments ont si facilement cessé d'être régulièrement orientés, alors que nous savons que le moindre trouble pathologique peut amener la même désorientation? Est-il vraisemblable surtout que, depuis vingt à trente ans, en l'absence de toute voie d'excrétion, et leur pôle apical enfoncé en plein tissu endocrine, ces 5 ou 10 cellules soient restées chargées de zymogène au sommet, et de plasma élaborateur sombre et strié à la base (de par la présence de l'ergastoplasme)? Ne savons-nous pas au contraire qu'ici les moindres variations des fonctions digestives retentissent immédiatement sur la teneur de la cellule en matériel de sécrétion? Ne savons-nous pas qu'en deux ou trois mois (**Laguesse** chez les Ophidiens, 1902), qu'en quelques jours même (**Jarotsky** chez la Souris, 1899), après suspension de la fonction par inanition, ou encore lors de la ligature, le zymogène disparaît complètement, la distinction en deux zones s'efface, l'élément tout entier s'atrophie et se réduit à moitié de sa largeur primitive? Et alors, par quelle exception

incompréhensible, par quel miracle, ces éléments exocrines persisteraient-ils ici morphologiquement et fonctionnellement immuables et chargés de zymogène, pendant toute la durée d'une vie humaine? Leur présence, au contraire, se comprend d'elle-même si l'on admet que ces cellules représentent les restes d'un acinus qui vient d'être annexé au tissu insulaire voisin; elles gardent encore pendant quelques heures, quelques jours au plus, une indépendance relative, jusqu'au moment où elles se fondront à leur tour dans la masse. Et sur les bords de ces acini ou fragments d'acini (à la partie supérieure de *b''* par exemple) l'existence d'éléments de transition déjà annexés, mais ayant encore conservé quelque chose de leurs caractères primitifs, le démontre surabondamment[1].

Jusqu'ici nous n'avons guère eu à faire appel qu'à des coupes isolées pour montrer des continuités de toute évidence entre les deux parenchymes. Mais, ce qui permet d'affirmer surtout leurs rapports intimes et de s'en rendre un compte plus exact, c'est l'étude de toute la série des coupes intéressant un îlot. Pour donner une idée des excellents résultats que procure cette méthode, et en tirer des preuves plus convaincantes encore, nous avons reproduit dans les Planches I et II toutes les coupes intéressant un même petit îlot et son entourage immédiat; nous allons les étudier ensemble.

La première coupe que nous avons eue sous les yeux était celle que représente la figure 13. Si nous en étions resté là, nous classions cette formation parmi les petits îlots sans continuité aucune avec le parenchyme exocrine, et parfaitement indépendants. Comme il touche en haut à une région riche en tissu conjonctif, contenant plusieurs canaux (absolument séparés) *ca* et une artériole *ar*, sa membrane propre est même, dans presque toute la moitié supérieure, transformée en une véritable capsule avec fibres. Mais combien les apparences sont trompeuses si l'on se contente d'une seule coupe!

Descendons en effet la série à partir de là, de 14 à 18[2]. L'in-

1. Nous avons depuis longtemps donné ailleurs, chez le Mouton, chez les Ophidiens surtout, des arguments analogues.
2. Sur la coupe suivante l'îlot avait disparu.

dépendance se maintient. Pourtant, à l'angle inférieur gauche sur 14, 15, 16 surtout (*a*), on remarque une ou plusieurs cellules plus foncées, pourvues souvent d'un gros nucléole unique; quelques-unes même sont encore assez nettement divisées en deux zones. C'est un reliquat d'acinus incomplètement fusionné avec la masse insulaire. Sur la coupe 13 elle-même on trouve encore un de ces éléments, mais à caractères moins nets.

Remontons maintenant la série, de 12 à 1. Le spectacle change de suite. Les cellules sombres de l'angle inférieur gauche deviennent plus nombreuses (12, 11); un diaphragme membraneux en continuité avec la *propria* les divise en deux parties; la moitié inférieure est nettement un fragment de petit acinus un peu disloqué (11). Sur 10, le groupe s'accroît; un vaisseau le divise en deux de haut en bas; l'amas de droite est formé par un ensemble d'éléments acineux déjà très disloqués et désorientés, autour d'un reste de canal qui semble ne plus conduire nulle part. L'amas de gauche grossit (*a'*), et devient (8 et 7) une sorte d'acinus à peu près hémisphérique, bilobé, sessile sur un reste de canal intercalaire, qui vient encore sur 6 se jeter dans un plus gros émissaire. A ce niveau, nouvelle désorientation des éléments acineux, qui sont maintenant très gros et très reconnaissables; puis, nouveau groupement sur 4, 5 en un acinus, qui perd bientôt son indépendance.

On a très nettement l'impression que, dans la région précédemment décrite, il y a non seulement continuité sur plusieurs points entre les deux parenchymes, mais dislocation du parenchyme exocrine, dont les éléments cessent d'être groupés régulièrement autour des tiges centro-acineuses, dont les canaux se coupent, dont les membranes propres enveloppantes tendent à disparaître.

Il ne faudrait pas en déduire, disons-le de suite, que le parenchyme exocrine subit toujours ces modifications au contact d'un îlot. Il les subit en général en certains points seulement, que nous déterminerons, et ces modifications ne représentent qu'un premier stade, non obligatoire, de la métamorphose. De la coupe 14 à la coupe 18, en effet, tous les acini sont normaux

tout autour de l'îlot; d'ailleurs aucune tentative d'accroissement n'a lieu dans cette partie. Il en est de même sur la majeure partie du pourtour des gros îlots en période d'état[1].

Cette restriction faite, il est nécessaire d'étudier de plus près l'invasion progressive de tissu exocrine qui, partant de l'angle inférieur droit de l'îlot sur les coupes 12 et 11, gagne peu à peu toute sa surface en remontant la série jusqu'à la coupe 1, en venant se confondre avec les acini déjà étudiés à l'autre angle.

Nous pouvons, maintenant que nous connaissons déjà la topographie de la région, suivre pour décrire ces changements une méthode inverse, c'est-à-dire partir de la coupe 1, où il n'y a pas trace d'îlot, et descendre la série. Nous allons pouvoir étudier le fragment tout entier comme s'il était transparent dans toute son épaisseur, s'il reposait sur la platine de notre microscope et si nous l'abordions de front par la face tournée vers nous, et que nous appellerons antérieure, enfin comme si nous y faisions, en abaissant graduellement l'objectif, une série de coupes optiques qui nous permettent d'y pénétrer de plus en plus profondément. L'îlot dont il s'agit ici étant en voie d'accroissement non seulement par son côté inférieur en *a*, mais surtout par sa face antérieure, nous allons voir en pénétrant peu à peu dans le fragment, les modifications graduelles du tissu venir en quelque sorte au-devant de nous, et se dérouler comme dans un cinématographe[2], jusqu'au moment où nous serons en plein tissu endocrine. Toute la plagé de tissu exocrine située en avant de l'îlot subit déjà des transformations analogues à celles que nous avons observées dans le bas de la fig. 5 du texte.

Sur la coupe 1 (Pl. I), la région attirerait fort peu l'attention si l'on n'était prévenu. C'est un ensemble d'acini noyés au milieu des autres, et qui diffèrent bien peu des voisins. Nous n'eussions pas songé à dessiner ceux-là plutôt que tels autres, si nous n'étions arrivé à eux par une autre voie. Pourtant, un œil exercé peut être déjà retenu, et averti du voisinage probable

1. Même quand il y en a, les acini sont très souvent attaqués sans modifications préalables, tant qu'ils restent unis à l'arbre excréteur.

2. Il serait intéressant de faire passer dans cet appareil une série de dessins de ce genre. Ils donneraient l'illusion qu'on assiste à la transformation elle même.

d'un îlot en voie d'accroissement intense et rapide, par certaines particularités. L'acinus *h*, qui vient d'apparaître sur la coupe précédente, et qui est encore coupé un peu tangentiellement, est normal et entouré d'une *propria* complète. Mais l'acinus *b*, quoique très régulier et muni d'une membrane propre à peu près complète aussi, a déjà quelque chose d'insolite. En forme de crochet coupé en long, et montrant une belle tige centro-acineuse de même forme, il est beaucoup plus allongé que la plupart des petits acini de l'Homme, et véritablement tubuleux. De plus, il se continue inférieurement et à gauche d'une façon peu compréhensible avec le petit acinus *d*, si bien qu'une fusion semble exister en ce point. En bas et à droite, il est très incomplètement séparé aussi d'un acinus *g*, d'aspect assez normal. Enfin toute la partie inférieure du groupe, de *e* à *f*, forme une masse un peu confuse, qui pourrait bien être une sorte de longue cavité sécrétante irrégulière due au fusionnement de plusieurs, comme semble en témoigner un débris de *propria* en *i*. Puis, remarquons qu'en *f* l'acinus *g* s'adosse à cette longue cavité sans l'intermédiaire d'aucune membrane propre, jusque vers le milieu de sa longueur.

L'ensemble, comme déjà l'ensemble de la fig. 5 du texte, forme un tout qui pourrait éveiller à première vue l'idée d'une forme d'involution, d'une reconstitution d'acini. Mais la rareté relative des cellules centro-acineuses et canalaires en général permet d'écarter de suite cette idée. De plus, sur une reconstitution, qui est soumise à des refends périphériques, nous trouverions presque avec certitude une membrane pénétrante en *f*. Enfin, il suffit de suivre la série pour voir tous ces caractères s'accentuer, et la figure différer de plus en plus de celle d'une reconstitution.

Suivons d'abord l'acinus *b* : nous aurons de suite l'explication de sa taille et de sa forme insolites. Sur les coupes suivantes il est à peine reconnaissable ; il perd son pédicule ; il cesse d'être bien limité. Sur coupe 2 c'est la membrane *d* qui disparaît par places ; sur coupe 3 c'est la membrane *j* qui disparaît à son tour et cesse de le séparer de *h*. Les membranes propres sont donc en voie de disparition, comme nous l'avons déjà constaté en *f*. Et

alors la membrane *c* de la coupe 2, qui pénètre seulement entre les bases des cellules principales, n'est que le vestige d'une membrane plus développée en train de se retirer : sur coupe 1 elle est réduite à un très mince débris flottant, ne pénétrant plus. Il en est de même de la membranule *d'* qui sur coupe 1 se détache en haut du vaisseau situé sur la cloison *d*, pour pénétrer dans l'acinus.

Notre grande cavité sécrétante *b* n'en est pas une en réalité; c'est une formation temporaire plus complexe, due à la fusion encore incomplète de plusieurs petits acini plus ou moins sessiles, disposés en grappe autour de ce que nous appelions tout à l'heure sa tige centro-acineuse, et qui, en réalité, est un canal intercalaire. Les cloisons de refend *c* et *d'* s'étendaient d'abord jusqu'à lui; elles sont en train de se retirer et de disparaître, leur substance amorphe venant s'ajouter à la *propria* un peu épaissie qui représentera bientôt la pseudo-capsule de l'îlot, ou venant s'accumuler autour des capillaires pour former leur gaine spéciale.

Suivons encore un peu plus loin l'acinus *b* dans la profondeur du fragment, et nous apercevrons la raison des transformations qu'il éprouve : c'est que, par toute sa face profonde ou postérieure, il est déjà au contact de l'îlot, il est en train de se convertir en tissu endocrine. En effet, sur la coupe 3 déjà, en *b* même, deux de ses éléments sont devenus des cellules absolument claires et vacuolisées; en *l*, au tournant du crochet, cinq éléments analogues, mais avec quelques caractères de transition, sont venus s'irradier autour du vaisseau voisin. Coupe 4, le crochet est transformé en tissu endocrine dans presque toute son étendue, et continu à l'acinus ou au groupe acineux *h*, que la métamorphose commence à attaquer. Le capillaire qui a pénétré en *e* embrasse toute la concavité du crochet, et offre la gaine amorphe spéciale des vaisseaux insulaires. De tout le groupe, c'est donc le complexus acineux *b* qui a été le premier attaqué par sa face profonde. Cela nous explique les modifications observées à sa face superficielle : pour que tous les petits acini existants dans cette région autour du canal pussent se transformer en la petite masse de tissu insulaire que nous avons

maintenant sous les yeux, il fallait bien qu'à un moment donné les cloisons de refend qui les séparaient disparussent complètement; d'où le fusionnement observé, et l'apparence d'une cavité sécrétante unique, tubuleuse et volumineuse. L'acinus *h*, si bien individualisé tout à l'heure, s'est d'abord irrégulièrement dédoublé, et n'est plus maintenant (C, 4) qu'une sorte d'excroissance largement sessile sur l'îlot. Sur coupe 5 sa moitié gauche sera déjà transformée et englobée; sa moitié droite sera fusionnée à la rangée d'acini de droite.

La masse exocrine inférieure *ef* de la coupe 1 est moins facile à suivre, parce que la désorientation y est plus grande encore. On dirait que la force attractive qui groupe et oriente les cellules principales autour des traînées canalaires et centro-acineuses perd peu à peu de son intensité, les canaux d'ailleurs tendant à se retirer, à se couper, à disparaître, si bien qu'on n'en trouve plus que des traces. D'autre part, les membranes propres se retirant peu à peu, rien n'empêche plus les acini de s'adosser, de se fusionner en une masse irrégulière, incomplètement découpée encore çà et là par des débris membraneux. Cette confusion apparaît à son maximun dans la coupe 2.

Il est très instructif, en effet, de suivre avec attention le retrait des membranes, car on constate facilement qu'il se fait dans certaines directions; la membrane *j*, par exemple, continue dans la mise au point superficielle sur la coupe 2, est déjà discontinue en son milieu si l'on met au point la face profonde; sur la coupe 3, il n'en reste plus que des lambeaux flottants, appendus aux 2 vaisseaux voisins en *j* et en *m*. Sur la coupe 4 il n'en est plus trace. Mais voyez combien la coupe 3 est intéressante en ce qui concerne les membranes. Il existe ici 2 capillaires limitrophes pénétrants, *e* et *j*, et quatre vaisseaux intrinsèques *l*, *m*, *n*, *o*, tous coupés en travers ou à peu près[1]. Or, partout entre les acini (sauf sur les trajets *el* et *en*, mais elles manquent aux mêmes points sur coupe 2), les membranes propres ont presque complètement disparu, et ne sont

1. En *n* nous ne voyons ici qu'une cellule conjonctive ; mais elle est en continuité avec la gaîne d'un vaisseau situé au même point, qu'on aperçoit un peu sur la coupe 4, et beaucoup mieux sur la coupe 5 où il contient une hématie.

représentées que par des sortes d'ailettes rayonnant autour des capillaires. Par places ces ailettes sont encore longues (*o*), ou peuvent même encore (sur C, 3 mais non sur C, 2) se continuer avec d'autres (en *e*) ; la plupart, au contraire, sont courtes (en *j*, *m*, *n*). Toutes sont très amincies à l'extrémité, épaissies au contraire à leur point d'insertion sur la gaine amorphe du vaisseau. Manifestement ces membranes se trouent, se déchirent et se retirent peu à peu autour de ces vaisseaux pour venir contribuer à l'édification de leurs gaines amorphes. Elles contiennent de place en place des noyaux (*n*), qu'elles entraînent avec elles. Les gaines en question, qui semblent bien inutiles et plutôt nuisibles même au point de vue fonctionnel, puisqu'elles augmentent l'épaisseur de la barrière entre le sang et l'épithélium sécréteur, ne paraissent pas avoir d'autre raison d'être. Il faut, lors de la métamorphose, que la substance conjonctive amorphe se résorbe ou se retire quelque part; et ce ne saurait être, dans ce dernier cas, que dans les seuls interstices persistants, autour des vaisseaux. L'îlot ayant une existence relativement courte, cet emmagasinement provisoire semble mieux indiqué que la résorption.

Les ruptures de membranes entre deux acini voisins ont lieu le plus loin possible des vaisseaux, comme nous venons de le constater sur la ligne *j m* par exemple (ou sur *d l*); les membranes se rétractent à partir de ce point jusqu'au contact des capillaires, puisqu'elles sont au maximum de longueur sur la coupe 1, puisqu'elles diminuent au delà, et finissent par disparaître presque complètement de 8 à 11, puisque leurs lambeaux flottants sont minces à l'extrémité, épais à la base.

Par places aussi les membranes se retirent simplement du côté de la membrane propre périphérique qu'elles épaississent, et qu'elles transforment par place en une pseudo-capsule.

L'examen des coupes suivantes (5 à 12), et particulièrement de leur côté droit, où les acini persistent plus longtemps, nous montre bien encore l'extension rapide de l'îlot aux dépens du tissu exocrine, et quelques variantes dans les modifications que subit tout d'abord celui-ci. A partir de la coupe 6, la partie acineuse droite est sur toute ou presque toute son étendue en con-

tact avec le tissu d'îlot sans l'intermédiaire d'aucune *propria*. Elle est constituée par un certain nombre de cavités sécrétantes, encore bien reconnaissables à leurs deux sortes de cellules centro-acineuses et principales, et aux 2 zones de ces dernières. Mais, entre ces acini, les membranes propres font presque partout défaut; de sorte que tantôt, comme sur 9, 10, 11, deux ou trois de ces acini superposés (*p*, *q*) sont simplement adossés, et conservent encore le groupement à peu près normal de leurs éléments, tantôt, comme sur 5 et 6 (*r*, *s*), ils sont plus ou moins fusionnés en une masse qui peut être irrégulière (6), ou qui revêt par place l'aspect d'une longue cavité sécrétante tubuleuse (5), analogue à celle que nous avons tout d'abord étudiée en *b*, plusieurs petits acini se fusionnant autour d'un reste canalaire qui simule une longue tige centro-acineuse. Tantôt ces acini restent, par une partie de leur pourtour au moins, simplement adossés au parenchyme insulaire comme ils le sont entre eux (fig. 8, 9 *p*); tantôt, au contraire, ils sont comme égueulés (7, 10 *p*, 11 *p*), et un tiers ou une moitié des cellules qu'on rencontre sur leur section appartiennent déjà au parenchyme insulaire, en ont pris les caractères, se sont ordonnées radiairement autour du vaisseau voisin (10 *p*, 11 *p*), délaissant la tige centro-acineuse avec la lumière parfois persistante (11 *q*), qui n'exerce plus aucune attraction sur elles. Enfin, sur 12, l'acinus le plus inférieur lui-même est en partie englobé, et c'est à peine s'il en persiste quelques cellules, présentant des caractères de transition.

En suivant cette série de coupes, nous croyons donc avoir montré d'une façon assez saisissante les principaux phénomènes qui accompagnent l'accroissement d'un îlot aux dépens du parenchyme exocrine voisin. Essayer de les interpréter autrement, de les sérier par exemple en sens inverse, nous mettrait en contradiction formelle avec toutes les lois de reconstitution et de lobation graduelle du parenchyme acineux que nous étudierons plus loin. Dans les déconstructions d'acini ce sont les vaisseaux qui jouent le rôle actif; cellules canalaires et membranes amorphes, qui domineront dans les reconstitutions, sont ici au second plan.

Nous avons suivi jusqu'ici des îlots petits ou moyens en voie

d'accroissement. Il est naturel que, plus les îlots deviennent

Fig. 7. — Trois coupes successives à travers l'extrémité supérieure d'un gros îlot de l'Homme, en continuité avec une cavité sécrétante qui, en C, prend la forme d'une large calotte hémisphérique. — En A, le cordon plein de droite, *f*, se continue en outre, par l'intermédiaire d'un reste acineux, avec le canal excréteur *e*, qui devient complètement indépendant sur B et C. — Même fixation, même coloration que Fig. 3. — Mêmes objectif et oculaire, *camera* Nachet.

gros, moins ces phénomènes d'accroissement semblent marqués;

et, en effet, la plupart des gros îlots augmentent peu ou point; dans la première alternative, c'est par une petite partie de leur pourtour seulement. Pourtant il en est qui échappent à cette

Fig. 8. — Trois coupes successives à travers l'extrémité supérieure du même îlot que sur Fig. 7, mais un peu plus loin. Continuité avec deux restes acineux, *b* et *d*, séparés sur A, réunis plus loin grâce au retrait de la *propria*. En outre, sur A, continuité de l'îlot avec le canal intercalaire *a*, par l'intermédiaire du reste acineux *b*.

règle assez constante; et l'un deux va nous fournir toute une dernière série d'exemples.

Nous représentons, figure 7, C du texte, l'extrémité supérieure de ce gros îlot; et l'on verra qu'elle est coiffée par une calotte acineuse hémisphérique un peu aplatie, pourvue de deux

centro-acineuses, et en pleine continuité avec le tissu insulaire, sur lequel elle s'applique par son côté inférieur plat. Sur les

Fig. 9. — Extrémité inférieure du même gros îlot que sur Fig. 7 et 8. Continuité avec une calotte ou dôme acineux coiffant un vaisseau, et s'appuyant sur deux cordons pleins comme sur deux piliers. Le reste de membrane propre persistant en a disparaissait sur la coupe suivante.

deux coupes suivantes elle tendait à se séparer de l'îlot sur tout son pourtour, puis disparaissait. Sur les coupes précé-

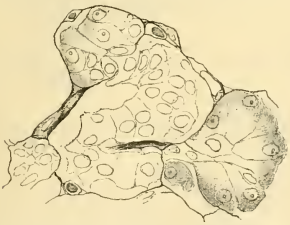


Fig. 10. — Petit îlet de l'Homme en continuité en haut avec une calotte acineuse par son pédicule même, étranglé par une collerette que ferme la *propria*. — Même fixation, coloration et échelle que pour Fig. 7, 8, 9.

dentes (A, B) l'acinus tendait à se soulever davantage et à se compléter, tout en restant en continuité avec l'îlot. A la même extrémité, quelques coupes plus loin, nous observons encore une

continuité très nette avec deux acini soudés et en voie de dislocation (fig. 8, *b* et *d*). Enfin, à l'autre extrémité de l'îlot, figure 9, nous trouvons une autre calotte acineuse analogue à la première. L'arc qu'elle forme se continue, à ses deux extrémités, avec deux cordons insulaires pleins, qui lui servent de piliers.

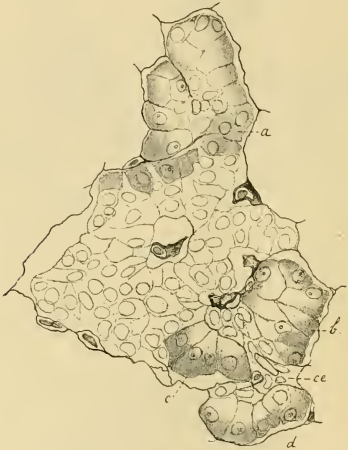


Fig. 11. — Même petit îlot que Fig. 10. Continuité en haut avec une calotte acineuse en doigt de gant et bifide *a*, en bas avec un reste acineux *c*, et directement avec un canal intercalaire *ce*, qui vient buter contre le tissu endocrine par une extrémité pleine et renflée en massue.

La continuité avec le pilier supérieur est très nette. Une mince *propria* isole encore en *a* le pilier inférieur. Mais il offre déjà une sorte de petit chapiteau renflé constitué par les vestiges d'un autre acinus; et, de la *propria a*, il ne reste sur la coupe suivante qu'un petit lambeau flottant. Nous ne décrirons que ces 3 points, pris parmi les plus intéressants. Mais nous pourrions multiplier les figures. En effet, l'îlot dont il s'agit offre de très nombreuses images de transition sur toute sa périphérie;

et, en suivant la série, nous avons pu compter 17 acini ou canaux en continuité avec lui.

On voit, par tous ces exemples, que les acini peuvent être attaqués et englobés par un point quelconque de leur pourtour, celui qu'aborde l'îlot en voie d'extension. L'une des images les plus curieuses que l'on puisse obtenir est celle où il est attaqué par son pédicule. C'est alors que l'on trouve, coiffant l'extré-

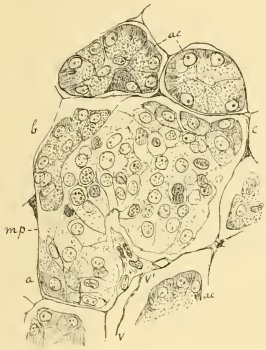


Fig. 12. — Petit îlot de l'Homme, formant acinus interverti, avec trois restes acineux disloqués et comprimés *a, b, c*, inclus sous sa membrane propre *mp*. — *v, v'*, vaisseau. — Zeiss. Obj. apoch. immers. hom. 2 mm., *camera* Nachet. Alcool, hémalun, ac. picrique. Echelle comme Fig. 5

mité des cordons, ces belles calottes acineuses dont nous venons de donner quelques types. Nous en figurerons encore une (fig. 10 en haut), prise sur un îlot voisin. Elle est comme étranglée à son insertion par une sorte d'élégante collerette que forme la *propria* au pédicule, et la première cellule d'îlot s'y enfonce comme dans un entonnoir. Comme le montre la coupe suivante, la communication était plus large sur le reste du pourtour, et la *propria* y avait déjà disparu. D'une façon générale, ces calottes acineuses se comportent comme les épais croissants de Giannuzzi de la sous-maxillaire humaine, et quelques-unes forment de véritables doigts de gants assez élevés,

(fig. 11 *a*), des sortes de villosités saillantes à la surface de l'ilot, semblables par conséquent à celles qu'a décrites Lydia Dewitt chez le Lapin. Nous en possédons également des reconstitutions.

Nous avons dit que le dernier terme d'accroissement de l'ilot est représenté par une masse de tissu endocrine pur, où l'on ne trouve plus que quelques éléments acineux englobés, isolés ou en petit groupes, souvent déformés, étirés, comprimés, ayant même quelquefois déjà en partie perdu leurs caractères propres. Nous pourrions décrire ici un de ces îlots, étudié en série, et où quatre ou cinq cellules à zymogène seules subsistaient, englobées vers la périphérie. Pour ne pas multiplier les figures, nous renverrons à la Planche II (13, 14, 15, 16, 17). Elle représente des éléments analogues dans la moitié postérieure ou profonde de l'ilot étudié, moitié qui se comporte absolument de même que la totalité de celui auquel nous faisions allusion. Le petit îlot de la figure 12, déjà donné dans notre *Revue* de 1905, et qui représente en même temps un type d'acinus interverti, n'est pas si avancé en son évolution, car il montre encore à ses 3 angles 3 restes acineux assez considérables rejetés vers les bords, comprimés, et incomplètement englobés.

IV. — Les continuités avec les canaux. — Rapports généraux des deux parenchymes.

Il est un sujet que nous avons seulement effleuré au passage, car il méritait d'être repris à part : il s'agit des relations entre les îlots et les canaux excréteurs.

C'est, à vrai dire, le nœud de la question, et il importait de multiplier les observations sur ce point.

Nous avons montré, chez le fœtus de Mouton (1893-1895-*c*), que l'ilot secondaire a généralement comme pédicule un des fins canaux, dont la lumière disparaît à son contact ou ne pénètre qu'à une très faible distance. Chez l'Homme adulte, disions-nous (1894-*c*), « de fins canaux abordent les îlots de Langerhans, y pénètrent, mais sous la forme des cordons pleins grêles, et s'y

perdent bientôt ». Et nous ajoutions en 1906-*b* (*Revue générale d'histologie*) : « Le plus souvent un ou plusieurs canaux (segments intercalaires) s'accolent tangentiellement au tissu des cordons périphériques, et s'y fusionnent bientôt ; on reconnaît parfois encore leur trace à des files ou à de petits amas allongés de noyaux superficiels... ». « Ce que nous pouvons affirmer (p. [214]), c'est qu'un dernier stade, caractérisé par la séparation d'avec l'arbre glandulaire, n'existe pas chez le fœtus de Mouton pour la grande majorité des îlots tout au moins, c'est que, chez l'Homme adulte, de très nombreux îlots, même parmi les plus gros, se continuent encore manifestement soit avec les fins canaux, soit avec les acini voisins. » Nous ajoutions ailleurs que « peut-être ces fins canaux sont capables de se rompre temporairement[1] ».

Nous sommes presque seul à admettre ces rapports intimes des îlots avec les canaux chez les Mammifères, avec **Lewaschew** pourtant (1886), **Gentes** (1901), **Mankowski** (1901), **Gontier de la Roche** (1903), **Curtis et Gellé** (1905), **Nerlich** (1905). Plusieurs les ont cherchés en vain; d'autres n'en parlent point, tout en restant partisans de la liaison des deux parenchymes. Presque tous les auteurs suivent sur ce point la théorie de l'indépendance, défendue avec tant d'ardeur par **Diamare**. Et ils s'appuient surtout pour cela sur les observations de **Pearce** (1903) chez le fœtus humain. Au 3e mois, d'après cet auteur, les îlots commencent à se pédiculiser et à se séparer des acini et des canaux. Le pédicule s'étirerait souvent, et serait finalement rompu par la croissance du tissu conjonctif. A partir d'un certain âge (fœtus humain de 115 à 130 mm.), la plupart des îlots seraient ainsi devenus secondairement indépendants du parenchyme exocrine, et le resteraient pendant toute la vie. Sur les pancréas syphilitiques seulement, par suite des troubles apportés au développement, les îlots pourraient demeurer jusqu'au 7e mois et au delà

1. Chez les Vertébrés inférieurs, chez les Reptiles particulièrement, les continuités avec les canaux sont de toute évidence, malgré certaines dénégations. **Pischinger** (1895) crut les voir en quelques points; **Giannelli** et **Giacomini** (1896, 1898) les y étudièrent, et nous les y avons très nettement retrouvées (1900-1902). Mais il faut se rappeler qu'ici les cordons pleins des îlots eux-mêmes possèdent un reste de lumière, ce qui n'existe plus chez les Mammifères.

au stade pédiculisé. **Küster** (1904) a admis de même la rupture des pédicules, probablement aidée par l'action des vaisseaux capillaires, de la 17e à la 20e semaine.

Ces affirmations exigent une vérification, que nous donnerons quelque jour plus longuement. Tout ce que nous dirons ici, en ce qui concerne le fœtus humain, c'est que la théorie de **Pearce** et de **Küster** repose sur un certain nombre de faits exacts. Nous avons observé depuis longtemps (chez le Mouton comme chez l'Homme) que certains pédicules s'allongent et se contournent; mais cela nous semble dû surtout à une sorte d'étirement causé par les migrations passives des gros îlots et de leurs points d'attache au cours de l'accroissement de la glande, sous la poussée de prolifération des acini voisins.

Il est vrai aussi que bon nombre de ces pédicules se rompent à partir d'une certaine époque. Mais n'oublions pas qu'un gros îlot en possède plusieurs, et il suffit qu'il en reste un seul, il suffit même qu'ils ne disparaissent que temporairement au cours d'un cycle évolutif assez rapide, pour qu'on puisse affirmer qu'il n'existe pas un dernier stade de développement assurant la séparation et l'indépendance définitive de l'îlot.

Laissons donc provisoirement le fœtus. C'est chez l'Homme adulte normal surtout que nous devons chercher; car si les conclusions de **Pearce** et de **Küster** ne sont point exagérées, nous ne devons plus y trouver un seul pédicule canalaire unissant les îlots à l'arbre excréteur, soit directement, soit par l'intermédiaire des acini.

Il n'est pas besoin de chercher longtemps, sur les coupes sériées, pour reconnaître d'assez nombreux exemples de *continuité directe des canaux avec les îlots*. Nous en figurerons de suite un, d'autant plus caractéristique qu'il s'agit d'un canal intercalaire encore assez large et récemment détaché d'une plus grosse branche. La fig. 13 A montre un très petit îlot en voie de formation, réduit à un seul acinus interverti, et avec un seul vaisseau pénétrant *vv'*. Il est encore en continuité inférieurement avec un reste acineux *a*. A droite, une cellule à base foncée persiste également, en *b*. Immédiatement au-dessus de ce point, en *c*, un petit canal coupé très obliquement, presque longitudinalement,

et montrant une lumière entourée de noyaux allongés, aborde l'îlot tangentiellement et s'y soude. On voit très nettement ici le large espace sur lequel manque la *propria*, vivement colorée en bleu sur la préparation. Sur la coupe suivante (B) la continuité persiste, aussi évidente et aussi directe, la dernière cellule du canal s'accolant à la première cellule de l'îlot; mais la membrane propre s'insinue un peu plus profondément, et diminue la largeur de la communication. Elle persistait encore pourtant sur

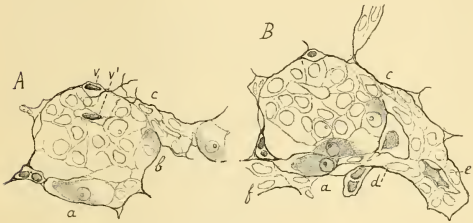


Fig. 13. — Deux coupes successives à travers un très petit îlot de l'Homme en voie d'accroissement. Continuité directe et large avec le canal *c*, étroite et moins directe avec le canal *d*, par l'intermédiaire d'un petit reste acineux. — Fixation, coloration, échelle, comme Fig. 7.

la coupe suivante, non figurée ici, mais le canal était réduit à une bande tangentielle très étroite, représentée par un seul élément très allongé. Sur la fig. 13 B, on voit, coupée presque en travers, la branche principale *e*, d'où se détache notre canal intercalaire *c*, en même temps qu'un autre *d*. Ce dernier vient également frôler l'îlot en bas, et montre même encore une très petite communication persistante avec le reste acineux à demi inclus dans l'îlot : c'est donc une seconde continuité canalaire, mais un peu moins directe cette fois, c'est-à-dire se faisant par l'intermédiaire d'un reste acineux.

Nous avons d'ailleurs reconstitué cette région en cire, et nous en donnons ici une reconstitution graphique demi-schématisée, pour montrer les rapports des canaux dans toute leur longueur (fig. 15 A). Le canal *c* provenait d'un groupe d'acini situés à quelque distance au-dessus de l'îlot, décrivait une courbe à con-

cavité supérieure et droite, pendant laquelle il portait d'autres acini sessiles; et c'est par la convexité de cette courbe qu'il entrait en continuité avec l'îlot pour venir se jeter dans le petit collecteur *e*. N'est-il pas évident qu'il portait antérieurement à gauche, en ce point *c*, au sommet de la courbe, un ou deux petits acini que le remaniement imposé par le vaisseau voisin *v* a convertis en un groupe insulaire? Ce groupe s'accroît par en bas, et est en train d'annexer l'acinus *a* antérieurement sessile sur le canal *d*, que nous retrouvons au delà en *f* se divisant en plusieurs tiges centro-acineuses. L'îlot d'ailleurs, suivi sur des coupes plus antérieures, se transformait graduellement par sa face antérieure en une petite masse de tissu exocrine constituée par 2 acini au moins, un peu fusionnés par places. Le supérieur envoyait son petit émissaire *g* se jeter dans le canal *c*, assurant ainsi à l'îlot une 3e continuité canalaire, mais celle-ci tout à fait indirecte, et par l'intermédiaire de l'acinus en question.

Voici donc un premier exemple absolument probant, qui, outre 2 continuités plus ou moins indirectes d'un îlot avec 2 canaux excréteurs, nous montre une troisième continuité, bien directe, avec un troisième canal, et cela dans des conditions telles (sur 3 coupes successives permettant une reconstitution), qu'il est impossible de nier.

Est-ce un hasard? Assurément non, car sur cette série, dans une *seule et même coupe*, sur 35 îlots, nous trouvons au *premier examen* (objectif à immersion) 7 canaux venant très nettement se continuer avec des îlots, 3 d'une façon absolument directe, et les autres par l'intermédiaire de quelques cellules de transition, ou de quelques éléments acineux. Voici l'un de ces canaux (fig. 14) où la continuité est terminale et non plus collatérale. On remarquera comment le canal (*ce*) se transforme en une tige pleine plate et amincie (*a*), qui vient s'accoler à l'îlot et finalement s'y perdre. La membrane propre a disparu sur une partie de la région de contact, mais on en trouve encore un vestige en *d*, près de l'extrémité. Ce mode de terminaison est très fréquent; nous l'avons déjà décrit. Souvent, la membrane propre ayant complètement disparu, on voit simplement à la surface de l'îlot un certain nombre d'éléments superficiels et très allongés, qui

continuent la direction du canal, et indiquent la région de fusionnement. Le canal n'ayant plus d'utilité fonctionnelle, on comprend qu'il soit ainsi rejeté tangentiellement, comprimé, aplati par le développement de l'îlot autour des vaisseaux, et que la lumière y disparaisse plus ou moins complètement.

La façon dont les canaux abordent les îlots est d'ailleurs très variée. Nous avons groupé quelques types différents dans la

Fig. 14. — Ilot moyen de l'homme. Continuité directe avec un canal intercalaire *ce*. En *a* ce dernier se réduit à une cellule aplatie qu'un reste de *propria* sépare en un petit point seulement (*d*) du tissu endocrine.

fig. 15. Pour simplifier, nous n'en donnons qu'une reproduction demi-schématisée, plusieurs de ces figures ayant dû être établies par la juxtaposition de plusieurs coupes successives, car le canal, très fin, change facilement de plan. Nous connaissons déjà A. En B, le canal *ce* entoure presque 1/3 du pourtour de l'îlot, en lui restant étroitement accolé; de ce côté il entre en continuité directe avec lui sur plusieurs points, l'ancienne ligne de séparation restant jalonnée par quelques petits amas épaissis de substance conjonctive amorphe *aa*, tandis que, de l'autre côté (supérieur ici), il porte 3 acini collatéraux, et semble s'épuiser dans le quatrième (*e*).

En C, voici une disposition un peu analogue; mais le canal est entièrement libre dans sa partie terminale, et provient d'un acinus supérieur *a*, qui s'écarte de l'îlot. Il s'accole à celui-ci sur un long parcours, puis s'en détache en bas et à gauche.

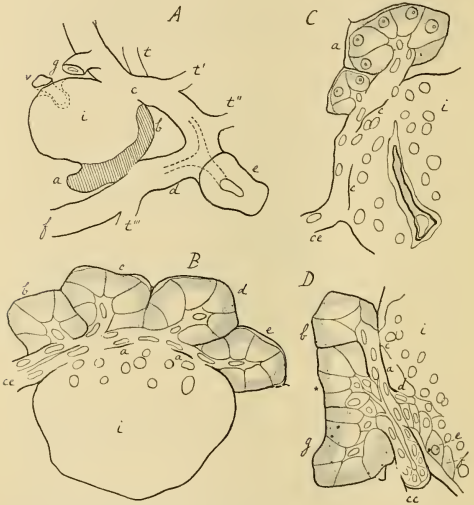


Fig. 15. — Demi-schématique. — Quelques exemples de continuité directe de canaux avec les îlots (pancréas de l'Homme). Contrairement à ce qui avait lieu sur la Fig. 11, tous les canaux abordent ici les îlots latéralement, mais en se comportant de diverses façons. Le trait épais a été réservé pour figurer les membranes propres; les cellules acineuses principales sont striées ou ponctuées.

Sur l'îlot D le canal est encore tangent; il est complètement engainé de conjonctif amorphe; mais il s'en détache deux courts rameaux *c*, *d*, qui se mettent en continuité avec la masse endocrine. Ces continuités sont encore directes, mais, au point de communication, on trouve sur le côté quelques cellules acineuses ou de transition (*e*, *f*); les éléments canalaires ont, en *d*,

perdu leur disposition caractéristique, et sont irrégulièrement empilés.

Contre l'îlot de la figure 11, le canal *ce*, au contraire, vient buter presque perpendiculairement à la surface, probablement parce qu'il est compris entre deux acini collatéraux *b* et *c*. En raison de ce mode d'attache, au lieu de s'aplatir, il se renfle légèrement en massue à l'extrémité, où ses éléments viennent

Fig. 16. — Un canal *b* envoie plusieurs branches, dont l'une *e*, après avoir fourni une tige à la cavité sécrétante *d*, va se continuer avec l'angle d'un îlot. Une autre, *c*, porte un très petit acinus sessile en quart de cercle *h*, et même une cellule isolée *a*. Les acini anciens peuvent être ainsi comme disséqués par une série de refends secondaires. — Fixation, coloration, échelle, comme Fig. 7.

se tasser au contact du tissu endocrine et d'un vaisseau pénétrant.

Si, de ces exemples de communication directe de canaux avec les îlots, nous passons aux communications indirectes, c'est-à-dire se faisant par l'intermédiaire d'un reste acineux de quelque importance, ou par des acini encore bien conservés dans leur forme, c'est à chaque pas que nous en rencontrerons.

Ainsi revenons au gros îlot qui nous a déjà fourni les figures 7, 8 et 9. Voici en *f* (fig. 7 A), au contact même de la calotte acineuse que nous avons étudiée, un cordon insulaire plein qui se change en une traînée d'éléments acineux, continus d'autre part, en *e*, avec un canal.

Plus loin dans la série, mais à la même extrémité supérieure (fig. 8 A) nous trouvons l'îlot *c* suspendu à la façon d'une poire au canal *a*, mais par l'intermédiaire d'un reste acineux assez développé *b*. Le reste acineux *d*, qui est ici séparé du premier *b*, communique de plus en plus largement avec lui sur les deux coupes suivantes (B, C), et assure une union plus large encore.

A l'autre bout de l'îlot (fig. 16), nous voyons un canal *b* donner une série de branches divergentes, dont une, *e*, porte successivement trois acini *f*, *g* et *d*, ce dernier largement sessile, puis se continue, par une seule cellule acineuse, avec l'angle de l'îlot, à l'aide seulement de deux éléments qui ont pris la forme simplement polygonale assez régulière. On voit en outre combien cette région est déjà remaniée, les membranes propres tendant à disparaître sur de larges surfaces.

Un exemple de continuité plus indirecte, c'est-à-dire par l'intermédiaire d'un acinus ayant conservé, en apparence au moins, sa forme et ses relations canalaires, mais commençant à subir par un point de sa périphérie la transformation insulaire, nous est donné par la grande cavité sécrétante en forme crochet (*b*) de la Planche I, fig. 1.

Enfin, dans le cas ou l'acinus ou les acini en continuité avec l'îlot auraient perdu toute relation avec les canaux, on ne peut plus parler de lien entre ce dernier et l'arbre excréteur; mais un acinus, un fragment même d'acinus ne cessant de faire partie du parenchyme exocrine, on ne pourra, même dans ce cas, nier la continuité des deux parenchymes et les liens étroits qui les unissent.

Y a-t-il donc des îlots qui aient perdu toute union avec les canaux? Il y en a certainement mais relativement peu, comme nous allons le voir.

Nous avons montré comment pouvaient se conserver les relations entre les îlots et les canaux, nous allons montrer maintenant comment elles peuvent disparaître.

Revenons aux Planches I et II. Sur les figures 9 et 11, dans l'acinus *p*, nous reconnaissons, vers le centre, la présence d'une tige centro-acineuse représentée par un élément au moins. Sur 10, cette tige se dirige à droite en bas, et atteint la périphérie

sous la forme d'un élément allongé clair, *t*. Mais ici, elle est brutalement sectionnée par la *propria*; ni sur cette coupe, ni sur les deux autres, on ne trouve la moindre solution de continuité qui lui permette de venir se joindre aux tiges centro-acineuses situées de l'autre côté de la membrane propre, et qui sortent des acini voisins.

Sur l'acinus *q*, en 9 et 10, nous retrouvons également une tige centro-acineuse qui se dirige vers le bas. Au col de l'acinus, en *u*, elle est mince, engainée par un repli de la membrane propre, mais ce repli s'effiloche bientôt en plusieurs membranules, et là aussi il y a section nette par le conjonctif, au point même où la tige centro-acineuse devenait libre sous forme de canal intercalaire (Schaltstück). Mais, ici, il y a quelque chose de plus. En dehors de la membrane propre de l'îlot, précisément en ce point *u*, et dans la direction où l'on devrait trouver le canal absent, on aperçoit sur la coupe 11 une petite cellule isolée à noyau un peu ratatiné, sur la coupe 9 un élément plus gros, ovalaire, renfermant un noyau de même forme, et d'aspect épithélial. Ces deux cellules sont complètement entourées par la *propria*; mais il est impossible de confondre la dernière surtout avec les cellules conjonctives propres de cette membrane, beaucoup moins épaisses, et faisant corps avec elle, alors que l'élément *u* de la figure 9 en est nettement séparé. Au même niveau d'ailleurs, sur 8, ce n'est plus une, mais deux cellules que nous retrouvons. Sur 7, plus rien, sinon qu'une nouvelle tige centro-acineuse sort, en *x*, d'une cavité sécrétante (qui doit être soudée à l'acinus *q* mais distincte de lui), dans les mêmes conditions que précédemment. Mais, sur 6 et sur 5, nous retrouvons, un peu plus bas il est vrai, un petit groupe de deux cellules encapsulées dans la *propria*, et, au même point exactement sur 4, ce groupe s'élargit, est constitué de 5 petits éléments épithéliaux irradiés autour d'une fine lumière : il n'y a plus de doute, ici c'est un canal[1]. Par conséquent la traînée pleine, irrégulière, discontinue même par places, qui nous y a conduit, n'est autre chose que le reste de l'émissaire

1. Distinct d'ailleurs du plus gros conduit *ca* figuré sur les coupes 7, 8, 9, 10, et qui ici se trouvait rejeté plus bas et plus a gauche.

recevant antérieurement les deux plus inférieures des tiges centro-acineuses que nous venons de rencontrer sectionnées. Son utilité fonctionnelle cessant, ce canal s'est tronçonné, égrené; mais son trajet reste jalonné par des éléments épithéliaux, qui pourront au besoin s'étendre, proliférer peut-être, se rejoindre en tous cas, pour reconstituer plus tard la voie délaissée, lors d'un nouvel appel de la fonction.

Voici donc la preuve que certains canaux peuvent se sectionner lors de la constitution d'un îlot, et se séparer de leurs acini respectifs bien avant la transformation de ceux-ci. Nous avons maintes fois relevé, au voisinage immédiat des îlots, de petits groupes isolés de cellules épithéliales analogues à ceux représentés ici, et qui devaient être également les vestiges de canaux tronçonnés. Dans le groupe d'acini que nous avons sous les yeux, nous avons déjà signalé d'autre part que, à gauche aussi, certaines tiges centro-acineuses ou certains canaux semblent ne plus communiquer avec le reste de l'arbre excréteur. Ajoutons de suite que les ruptures sont généralement beaucoup plus tardives que dans le cas actuel.

Nous admettons donc pleinement que les îlots, que les acin à demi englobés, ou même que certains acini dans lesquels la métamorphose est à peine indiquée par la disparition des membranes, puissent se séparer de l'arbre excréteur. Et nous allons plus loin que Pearce et Küster, puisque nous montrons que cette séparation s'effectue jusque chez l'adulte. Mais c'est encore une preuve qu'elle ne s'est pas effectuée une fois pour toutes à l'âge fœtal. Nous demanderons en outre quelle serait la signification de cette rupture, quand elle porte non sur les îlots mêmes mais sur les acini, si ces acini n'étaient pas destinés à se fusionner à l'îlot ?

Nous allons aujourd'hui jusqu'à admettre que le plus grand nombre des canaux en continuité avec les îlots peuvent se rompre, car nous en avons des preuves : en effet, certains gros îlots, formés évidemment (vu leur volume) aux dépens de plusieurs dizaines d'acini, et suivis avec le plus grand soin sur les coupes sériées, ne nous ont pas montré la moindre communication directe ni indirecte avec l'arbre excréteur. Mais nous ne

pouvons en conclure que la rupture s'est faite chez le fœtus, puisque nous assistons sur les voisins aux diverses phases de cette rupture chez l'adulte [1]. Nous ne pouvons davantage en conclure que tous les îlots sont aussi indépendants, puisque nous avons pu montrer les continuités à foison.

Il importe ici de faire une distinction : *la plupart des canaux se coupent pendant la transformation acino-insulaire;* c'est vrai; mais cela n'empêche pas que *la plupart des îlots restent en communication directe ou indirecte avec l'arbre excréteur*. Cette proposition n'est paradoxale qu'en apparence. Rappelons-nous que presque tous les îlots se forment aux dépens de plusieurs cavités sécrétantes, et souvent d'un très grand nombre de cavités sécrétantes. Il suffit qu'un seul des canaux qui y conduisaient persiste, pour que la communication soit maintenue. Il suffit même que la croissance de l'îlot ne soit pas achevée, pour qu'en un point de sa périphérie il se trouve en continuité avec des acini, et par là indirectement avec l'arbre excréteur. Or nous allons voir que c'est ce qui se produit le plus souvent.

Chez deux de nos suppliciés particulièrement, qui se trouvaient dans le meilleur état au point de vue de l'âge, de la constitution normale des organes, et de la bonne fixation du pancréas (Va...t et Po...) nous avons fait de grandes séries de coupes à travers un lobule ou un groupe de lobules isolés, ou à travers un petit fragment. L'une de ces séries, provenant d'un fragment fixé au sublimé acétique, contenait jusqu'à 174 coupes au 1/200e, sur une largeur de 28 millimètres carrés. D'autres contenaient plus de coupes, mais étaient réduites à un lobule; d'autres encore en contenaient moins, étaient un peu plus épaisses, mais avaient environ 2 centimètres carrés. Dans ces conditions, il est facile, en débutant par une coupe située vers le milieu de la série, de suivre dans toute leur épaisseur chacun

1. Pour le mieux montrer, nous pouvons ajouter qu'en *x* on voyait, en mettant au point profondément, la cellule centro-acineuse engainée à sa base par la *propria*, et que, sur une très petite surface encore, la pseudo-capsule de l'îlot manquait, précisément au niveau de cette base et en face du groupe de 2 cellules de la coupe suivante. Ici donc la communication n'était pas encore absolument rompue.

des îlots que l'on rencontre, et, par suite, d'en prendre une connaissance complète.

En opérant ainsi, nous avons pu constater que, chez ces deux suppliciés, le nombre des îlots en continuité par un point de leur périphérie au moins avec le parenchyme exocrine est certainement bien plus considérable que le nombre des îlots indépendants.

Il est fort difficile d'établir une statistique exacte, le nombre global des îlots, et notamment le nombre des îlots en voie d'accroissement, variant non seulement avec les sujets, mais avec les différentes parties de la glande, quelquefois avec les lobules. Il faudrait avoir à sa disposition un grand nombre d'observations sur des sujets divers, le tout exigeant un travail hors de proportion avec le résultat à atteindre. Mais nous pouvons, par exemple, donner une idée du petit nombre des îlots indépendants dans la série de 174 coupes à laquelle nous faisions allusion tout à l'heure.

Sur une seule de ces coupes, prise vers le milieu de la série, et sans tenir compte des reconstitutions qui appartiennent par leurs principaux caractères au parenchyme acineux, nous comptons 56 îlots pour une surface de 28 millimètres carrés. Cela fait 2 îlots par millimètre carré, c'est-à-dire une belle moyenne. Or, sur ces 56 îlots, beaucoup montraient déjà des continuités à un grossissement moyen. L'étude plus détaillée à l'aide d'un bon objectif à immersion (Zeiss, Apochr. 1,5 — Apert. 1,30 homog. immers. et Oc. 4) nous en a montré dès la première coupe 43, c'est-à-dire les 3/4 (et même une de plus) en continuité au moins en un point avec le parenchyme exocrine. Il restait donc 13 îlots d'aspect indépendant.

L'examen des coupes suivantes et précédentes a vite fait baisser ce chiffre, si bien que 52 îlots ont fini par montrer des continuités, et que *4 seulement sur les 56 sont restés jusqu'au bout complètement indépendants.* Et encore 3 d'entre eux laissaient des doutes. D'après ceci, le 1/14e seulement du nombre total des îlots seraient complètement, mais temporairement, indépendants du parenchyme exocrine. C'est à ce point que, voulant reconstituer en cire un îlot indépendant de taille

moyenne ou petite, nous avons été obligé de chercher longtemps, et d'éliminer beaucoup de ceux auxquels nous nous étions d'abord adressé, avant d'arriver à trouver ce qu'il nous fallait.

Ajoutons de suite pourtant que, parmi les îlots en continuité, nous avons compté dans cette statistique tous ceux qui contenaient en dedans de leur *propria*, soit des restes acineux bien reconnaissables, soit des acini ayant rompu leurs communications avec les canaux. La proposition que nous donnons s'applique donc aux continuités avec le parenchyme acineux d'une façon générale. Mais, si nous voulions la limiter aux îlots en continuité directe ou indirecte avec l'arbre excréteur, la réduction serait relativement peu considérable; et, bien que nous n'en ayons pas établi le chiffre exact, nous pouvons dire que le plus grand nombre des îlots encore se trouverait dans ces conditions. D'ailleurs cette distinction nous semble avoir bien peu d'importance. En effet, les acini isolés de l'arbre excréteur contiennent encore tous ou presque tous une tige centro-acineuse, c'est-à-dire un fragment de cet arbre, qui ne peut avoir aucune signification, à moins d'être temporairement seulement séparé du reste.

Nous ne saurions trop insister sur ce caractère temporaire, chez l'Homme, de l'indépendance du petit nombre des îlots qui semblent complètement étrangers au reste du parenchyme. Ces îlots ne diffèrent des autres, ni par leur volume, ni par leur forme ou leur structure. Et ces derniers offrent, comme nous l'avons vu, tous les intermédiaires entre la présence de quelques cellules acineuses englobées seulement, et la confusion la plus large avec le parenchyme exocrine. Les rares îlots indépendants ne peuvent donc guère représenter qu'un stade ultime et fugitif dans l'évolution. Il est fugitif: car, sans cela, il y a longtemps que, chez l'adulte, tous les îlots y seraient parvenus, comme l'admettent **Pearce** et **Küster**; et, de plus, puisque sans cesse il se forme de nouveaux îlots, leur nombre se serait considérablement multiplié. Comme ce nombre ne varie pas sensiblement, comme il est même bien moindre qu'à la naissance, c'est que, d'autre part, les îlots anciens finissent par disparaître.

Après avoir constaté que la grande majorité des îlots ont conservé des liens avec le parenchyme exocrine, il n'est pas sans intérêt de chercher si ces liens sont les mêmes pour toutes les variétés d'îlots. D'une façon générale, les petits sont pour la plupart destinés à grandir; car il est très rare d'en trouver un qui soit complètement indépendant, et la plupart offrent de nombreuses continuités; c'est parmi eux qu'on en trouve souvent sur toute ou presque toute la périphérie. Au contraire, nous avons pu constater que, sauf exception, un îlot devenu moyen, et surtout devenu gros (à 200 μ) a rompu peu à peu le plus grand nombre de ses continuités par section des canaux et annexion des acini; et ce n'est guère qu'en quelques points limités de sa large surface qu'on retrouve des communications avec le parenchyme voisin. On conçoit donc que ces communications puissent échapper facilement si l'on ne suit pas des séries complètes. Lorsqu'un pareil îlot, de 200 μ environ, se présente sur 30 coupes successives, et n'est resté en continuité qu'avec un seul acinus, sur 2 coupes, il y a 28 chances sur 30 pour qu'à l'examen d'une coupe isolée on considère cet îlot comme indépendant. Et si, de plus, on se borne à l'examen des moyens et gros îlots bien nets, si l'on a du matériel insuffisamment fixé et non traité par des colorants appropriés mettant en relief les membranes propres, on se rangera fatalement à l'opinion du plus grand nombre, à savoir que tous les îlots ou la grande majorité des îlots sont indépendants, résultat absolument inverse de celui que donnent les observations faites avec toutes les précautions indispensables.

Tout ce que nous avons dit jusqu'ici permet, croyons nous, de bien comprendre le mode de formation et d'accroissement des îlots. En un point donné, au contact et sous l'influence d'un vaisseau capillaire qui tend à pénétrer, les cellules d'un ou de plusieurs acini voisins se modifient, prennent la structure caractéristique des éléments endocrines, et s'irradient autour du vaisseau pour former un acinus interverti plus ou moins net. Plusieurs vaisseaux peuvent entrer en jeu en même temps, et un îlot de quelque largeur se former presque d'emblée. Mais, le plus souvent, le groupe de cellules transformées est d'abord petit, .

et l'îlot ne s'accroît que peu à peu, soit sur tout son pourtour, soit plus fréquemment dans une ou plusieurs directions d'abord, dans d'autres parfois ensuite. Tantôt les acini attaqués sont abordés un à un sans transformations préalables; et alors ils sont souvent déjà annexés dans une de leurs moitiés, tandis que l'autre est normale et conserve ses rapports normaux avec les canaux. Tantôt au contraire tout un groupe d'acini, au contact de l'îlot, subit des modifications préalables : les canaux se coupent, les membranes propres disparaissent, les cavités sécrétantes s'adossent, se disloquent, tendent à se fusionner. En pareil cas (plus fréquent au début de l'évolution insulaire), l'îlot perd d'emblée, de ce côté au moins, ses communications avec l'arbre excréteur. Dans la première alternative, les canaux peuvent au contraire persister facilement après la transformation achevée, et s'insérer directement sur l'îlot dont il ne se sépareront qu'à la longue.

Fig. 17. — Une grappe d'acini. Schéma de la marche que peut suivre l'envahissement endocrine, selon qu'il débute autour de vaisseaux capillaires occupant les positions respectives x, y ou z.

Parmi les raisons, probablement multiples, qui déterminent les divers modes de cette évolution, il en est de faciles à concevoir. Supposons, figure 17, une petite grappe constituée par un canal ramifié portant plusieurs acini. Le mode d'extension de l'îlot sera fatalement modifié par la façon dont sera attaquée la grappe. Si l'impulsion part du vaisseau x, c'est-à-dire, si l'un des acini terminaux est envahi par sa convexité, par en dehors, il y a des chances pour que la transformation s'étende peu à peu vers le pédicule, soit à la partie supérieure seulement de la grappe, soit à la grappe tout entière. Dans ce dernier cas l'îlot pourra rester appendu, à la façon d'un fruit, à un pédicule unique. Souvent, il est vrai, la transformation se sera faite tout autour du vaisseau x, et d'autres grappes seront annexées (en partie ou en totalité), plusieurs pédicules divergents pouvant être conservés. Ce cas semble être fréquent.

Supposons maintenant que l'impulsion primitive vienne d'un

vaisseau *y* situé toujours en dehors, mais latéralement. Les acini de ce côté, *d*, *e*, *f*, *g*, tendront à entrer les premiers dans le groupe endocrine, et alors nous aurons sous les yeux, à un certain stade du développement, un îlot semblable à celui de la figure 15 B, c'est-à-dire latéralement accolé à un canal qui, sur

Fig. 18. — Un petit îlot de l'Homme en voie d'extension sur tout son pourtour. Il a débuté par le pédicule d'une grappe, dont les acini restants, peu à peu gagnés par la transformation, semblent plantés par leurs pédicules tout autour de lui. — Fixation, coloration, échelle comme Fig. 12.

l'autre côté, portera encore plusieurs acini. Si une partie de la grappe voisine a été annexée, l'îlot pourra être très volumineux et rester relié à d'autres canaux.

Supposons enfin que l'impulsion parte d'un vaisseau *z*, situé non plus extérieurement, mais à l'intérieur même de la grappe, et au contact de son pédicule. L'acinus *g*, ou les acini *g* et *a*

transformés, il y a grande chance pour que ce pédicule soit comprimé puis coupé à son insertion même, et alors les acini *b*, *c*, *d*, *e*, *f* se trouveront isolés de l'arbre excréteur, et pourront subir les modifications d'attente que nous avons décrites, car dès lors leur sécrétion externe est supprimée. Ils sont presque fatalement voués à être englobés, de préférence aux acini des grappes voisines. Mais, s'ils sont éloignés des vaisseaux modificateurs, ils pourront rester un certain temps dans cette situation d'attente. Nous en donnons un exemple dans la figure 18, déjà publiée dans notre Revue générale. Ici, autour de l'îlot, on voit en haut et à droite une série de 7 acini, qui viennent s'irradier, et qui sont tous attaqués par leur pédicule, plus ou moins transformé. Il est évident que toutes ces tiges centro-acineuses tendaient vers le centre de figure, où elles se réunissaient pour former grappe; mais toute cette partie centrale a été annexée. De telles images ne sont pas rares. Sans aller aussi loin, toutes les fois que nous trouvons une calotte acineuse insérée sur l'îlot par un groupe d'éléments canalaires, il est évident que l'annexion a commencé par les parties de l'émissaire situées en aval. On comprendra sans peine quelle variété de combinaisons peut résulter du mode d'attaque de chaque grappe acineuse, et des résistances diverses que peut offrir chacune d'elles, selon sa forme et ses dispositions.

Quoi qu'il en soit, il est certain qu'au cours de la période d'accroissement le plus grand nombre des canaux se rompent, et que, finalement, l'îlot ne reste plus uni au parenchyme exocrine que par quelques points limités. Ces derniers liens peuvent finir pas disparaître, mais nous avons vu qu'ils persistent encore sur le plus grand nombre des îlots étudiés dans un fragment donné[1].

1. Nous n'avons pas à nous occuper ici des animaux : Notons pourtant, au passage, que **Lydia Dewitt** a trouvé récemment chez le Cobaye une série de très gros îlots, isolés dans le tissu conjonctif et adipeux qui entoure le canal excréteur. L'auteur en tire argument en faveur de l'indépendance des îlots. Mais il avoue pourtant que ces îlots sont souvent accompagnés de quelques acini, et il figure ces acini assez nombreux; il est probable que les coupes sériées en eussent montré partout. Et alors chacun de ces groupes représente un petit lobule, où le parenchyme exocrine est réduit au minimum; mais ici, comme chez les Téléostéens, il semble que le parenchyme endocrine ne puisse guère

V. — La période d'état.

La période d'état est facile à définir pour les partisans de la théorie de la pérennité; pour eux l'îlot l'a atteinte chez le fœtus au moment où il s'est séparé de l'arbre excréteur, et il y persiste pendant toute la vie.

La définition est beaucoup plus difficile pour nous. A n'examiner qu'une coupe prise au hasard, nous pourrions certes dire que tous les îlots privés de continuité directe avec les acini ont dépassé la période d'accroissement, et sont arrivés en période d'état. Mais nous savons que, en suivant la série, le nombre des îlots prétendus indépendants va aller en décroissant de telle sorte qu'il n'en restera bientôt presque plus; le stade d'indépendance absolue est donc souvent très court, si tant est qu'il existe toujours.

Pourtant, la majeure partie de la masse de tissu endocrine qui constitue chacun de ces îlots n'est-elle pas arrivée depuis longtemps à l'état parfait? D'autre part, il semble que certains des acini périphériques, ou certains restes acineux puissent (surtout s'ils sont entrés depuis peu sous la dépendance insulaire) persister jusqu'au jour de la reconstitution, et échapper ainsi à la métamorphose[1]. On pourrait donc simplement considérer comme arrivé à la période d'état tout îlot d'un certain volume n'ayant plus que de rares continuités acineuses. Mais il vaut mieux encore ne pas chercher à appliquer la définition à l'ensemble de cet îlot, et considérer comme étant en période d'état toutes celles de ses parties qui offrent la structure de l'îlot au repos, et ne sont pas manifestement en voie d'accroissement. Il faudra en exclure en général, chez l'Homme, les portions constituées de hautes cellules prismatiques nettement

s'en passer. Il est probable que ce sont des îlots primaires de l'embryon, permanents quant à leur situation, sans cesse renouvelés quant à leur substance.

1. Dans les pancréas pathologiques, où les stades tendent à se chevaucher, nous avons même pu voir des îlots encore en voie d'accroissement par un point, et qui semblaient, à l'autre extrémité, commencer à reconstituer des acini. Il n'existe donc pas fatalement un stade d'immobilité entre la période d'accroissement et la période de reconstitution.

irradiées autour des vaisseaux, et très souvent en continuité avec le tissu voisin; car l'expérience nous a montré que cette disposition n'existe qu'au début de l'îlot, et souvent aussi, plus tard, au niveau des zones d'accroissement. Ce sont pourtant, semble-t-il, les portions les plus actives au point de vue fonctionnel, puisqu'elles sont bourrées de matériel de sécrétion entassé contre le capillaire, et rejetant au loin le noyau.

Quels sont les caractères du tissu endocrine en période d'état chez l'Homme? Ce sont ceux que nous connaissons déjà : les vaisseaux spéciaux, les cordons épithéliaux formés de cellules tassées sans grand ordre, plus ou moins régulièrement polyédriques ou encore un peu prismatiques. C'est la présence, par places, de zones à petits noyaux serrés et limites cellulaires peu nettes, parfois même absentes; c'est aussi l'inégalité générale des noyaux et la présence, parmi eux, de formes très volumineuses.

Mais, parmi ces caractères mêmes, il en est qui semblent se sérier, et la période d'état n'est pas une période d'arrêt dans le cycle évolutif.

A l'état primitif, caractérisé par les cordons nouvellement formés à hautes cellules prismatiques, souvent sur une seule rangée, et à limites cellulaires bien nettes, succèdent peu à peu, et plus ou moins rapidement selon les points, une série de phases au cours desquelles l'ordonnance autour des vaisseaux devient de moins en moins régulière; les cellules tendent à s'arrondir, gênées dans ce mouvement par la pression réciproque. Elles se vident de leur matériel de sécrétion, deviennent de plus en plus petites. Aussi les noyaux se rapprochent et se tassent. Puis les limites cellulaires tendent à s'effacer peu à peu, et l'ensemble prend l'aspect d'une masse cytoplasmique syncytiale à noyaux petits et serrés. Comme nous l'avons dit ailleurs on arrive le plus souvent à retrouver avec quelque patience les limites cellulaires; pourtant, il est des points où des groupes de 2, 3, 5 noyaux paraissent noyés dans une même masse cytoplasmique.

En même temps que les limites cellulaires s'atténuent, on voit paraître de place en place de gros noyaux, et très souvent

même des noyaux géants, quelquefois arrondis, plus souvent ovalaires ou allongés, parfois irréguliers, pouvant atteindre jusqu'à 20 μ dans leur plus grand diamètre, alors qu'autour d'eux les petits noyaux n'ont que 4 à 6 μ.

C'est à ce moment que nous croyons parfois assister à un véritable phénomène de rajeunissement caryogamique par fusion, par 2, 3, 4 ou 5, de certains petits noyaux irréguliers, bosselés, pour former les noyaux géants, qui se diviseraient ensuite par amitose (L. 1906-*b*, p. [389]).

Il est bien difficile ici d'être très affirmatif, et de sérier d'une façon certaine les diverses images; aussi devons-nous garder quelque réserve. Ce qui est certain, c'est qu'il se forme, à cette période d'épuisement relatif de l'îlot, des noyaux gros ou géants, dans lesquels les petits grains de chromatine sont à un moment donné très abondants, tandis que le pourtour est légèrement bosselé, irrégulier, et semble être le siège de mouvements amiboïdes. Ce qui est non moins certain, c'est que ces noyaux géants disparaissent complètement un peu avant la reconstitution, et sans qu'on voie des images de destruction; c'est que, d'autre part, on en trouve assez souvent qui sont profondément étranglés en leur milieu. On trouve plus fréquemment encore des groupes de 2 noyaux, clairs et nettement arrondis, souvent assez gros, mais de même forme et de même volume, étroitement accolés l'un à l'autre, se déprimant, ou tout au moins au voisinage immédiat, alors que tous les noyaux environnants sont plus petits, et en diffèrent plus ou moins par leur structure. Parfois même ce sont des groupes de 4 noyaux. Il nous semble donc certain qu'il existe, à ce moment, des amitoses, d'autant plus qu'il est absolument exceptionnel de voir une caryocinèse dans les îlots de l'adulte. Or, on ne trouve que de façon tout à fait exceptionnelle aussi, chez l'Homme adulte, dans un îlot normal, une cellule endocrine en voie de destruction. On ne peut guère supposer que le nombre des éléments augmente à chaque cycle, car le pancréas irait s'hypertrophiant avec l'âge; il faut donc admettre qu'un stade de fusionnement a précédé le stade d'amitose, c'est-à-dire, comme nous avons cru le voir, que les noyaux géants naissent, non par simple hyper-

trophie, mais par conjugaison au niveau des petits amas syncytiaux. Malheureusement il n'est pas toujours facile de distinguer les unes des autres les phases de conjugaison et les phases de division.

Quoi qu'il en soit, les amitoses sont évidentes. Elles sont pour nous des signes avant-coureurs de la reconstitution. Vers ce moment, en effet, on voit apparaître de place en place, vers la surface des cordons, et surtout à la périphérie de l'îlot, de petites cellules assez régulièrement arrondies, ou un peu déprimées par pression réciproque. Ces éléments ont des limites nettes, un cytoplasme homogène ou finement granuleux, qui se colore assez vivement par les réactifs, un noyau assez gros, arrondi ou ovalaire, souvent pourvu d'un volumineux nucléole. Ils sont très nets surtout après fixation au liquide de Flemming ou au liquide J, car ils apparaissent bien plus foncés (coloration à la safranine). Très espacés d'abord, ils se ramassent bientôt en certains points en une assise périphérique discontinue, le centre des cordons gardant l'aspect syncytial et plus ou moins vacuolaire, avec noyaux petits et serrés. Nous croyons qu'à ce signe on peut distinguer un îlot prêt à entrer en reconstitution. Il est probable que ces cellules proviennent des éléments en amitose; les caractères de leur cytoplasme foncé, leur tendance à se nucléoler, leur position à la périphérie des cordons, leur forme quelquefois déjà légèrement pyramidale, semblent y montrer le premier stade des cellules acineuses en voie de reformation après une sorte de rajeunissement caryogamique[1].

Y a-t-il encore d'autres signes avant-coureurs de la période d'involution? **Lydia Dewit** fait remarquer que, chez les Mammifères en général, et particulièrement chez l'Homme, il y a tendance à la raréfaction du tissu épithélial vers le centre de l'îlot, où les vaisseaux sont plus nombreux; il y a au contraire accumulation à la périphérie de gros cordons épithéliaux et de grosses masses à noyaux serrés. Bien que cette disposition n'ait

1. On peut se demander pourtant aussi si les amitoses ne porteraient pas sur des centro-acineuses restées en réserve, fusionnées même, et obligées de se multiplier de nouveau, maintenant qu'elles vont jouer un rôle actif dans la reconstitution. Nous verrons au dernier chapitre que c'est peu probable, et que le sort des centro-acineuses paraît être tout différent.

rien d'absolu, nous pouvons confirmer qu'elle est assez généralement vraie, pour les gros îlots surtout. Les amas de cellules les plus gros, à noyaux serrés, ont tendance à occuper la périphérie de l'îlot. Pour l'auteur américain, partisan de l'invariabilité et de la pérennité, cela n'a pas grande importance. Cela en a davantage pour nous. Cela signifie pour nous en effet que les cellules endocrines épuisées (mélangées bientôt d'éléments rajeunis) ont une certaine tendance à s'accumuler à la périphérie, où nous allons voir les éléments se grouper pour la reconstitution. Nous avons pu constater souvent, non seulement que les vaisseaux se raréfient vers la surface, mais que les orifices des tunnels deviennent plus étroits; la masse spongieuse qui constitue l'îlot finit souvent par former une coque périphérique continue, percée de rares orifices. C'est encore un signe avant-coureur de la fin.

A ce moment, au contraire, les canaux vont pénétrer au centre de la masse, s'y reformer, s'y multiplier. Or, précisément ce centre se dégage de plus en plus, par resserrement des vaisseaux, raréfaction des éléments épithéliaux, et leur refoulement vers la périphérie.

VI. — La période d'involution de l'îlot, ou de reconstruction des acini.

La période d'accroissement est relativement facile à suivre, à cause de sa longue durée et de la répartition successive des phénomènes qui la caractérisent sur les différents points de la périphérie de l'îlot. La période d'involution est au contraire assez difficile à étudier chez l'Homme, surtout à son début, parce qu'elle doit, comme nous allons le voir d'après ses caractères, se produire assez soudainement, et s'étendre le plus souvent d'emblée à toute la masse de l'îlot. Mais les phénomènes se ralentissent bientôt, et des formes de transition où la métamorphose est plus accentuée se retrouvent assez facilement.

Voyons quels sont leurs caractères principaux, et les différents aspects qu'elles peuvent présenter.

C'est sur les fragments simplement fixés à l'alcool que ces reconstitutions s'aperçoivent le plus facilement, grâce à la rétraction produite par le réactif. Ici, en effet, la plupart des acini sont, de ce fait, détachés de leur membrane, et un léger espace vide s'observe entre les deux. La rétraction est bien plus marquée au niveau des îlots. Or les reconstitutions, formées de cellules probablement plus riches en eau que les voisines, conservent

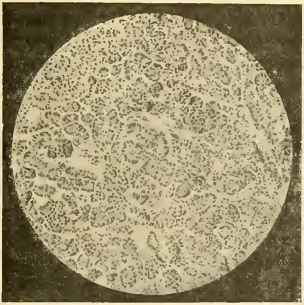


Fig. 19. — Photographie à un faible grossissement d'une plage de pancréas humain, montrant au centre une reconstitution, en haut et à gauche une plage d'acini complètement bourrés de zymogène.

en partie cette propriété : les gros acini ou groupes d'acini qui les constituent apparaissent en effet plus rétractés dans leur ensemble autour du centre de figure. De place en place, à un faible grossissement, l'attention est ainsi attirée par ces petits amas acineux, généralement un peu plus clairs, rappelant dans leur ensemble un îlot gros ou moyen par leur forme et leur volume, et écartés du reste par un cercle de rétraction périphérique très marquée. La photographie reproduite fig. 19 du texte en donne une bonne impression; la reconstitution qui se trouve au milieu du champ éveille immédiatement l'idée d'un îlot transformé.

Les formes qu'on observe au cours de l'évolution sont assez

variées. Nous allons en montrer trois exemples, en allant du plus simple au plus compliqué. Dans les trois nous retrouverons les mêmes caractères essentiels de structure.

Voici d'abord (fig. 20) une reconstitution très simple. Comme elle est prise dans un fragment fixé au sublimé, la rétraction est très peu marquée. Mais d'autres faits attirent l'attention. Nous avons sous les yeux une sorte d'énorme acinus, 4 ou 5 fois plus large en surface que la plupart des voisins. La périphérie est formée par une couronne, ou plutôt par une coque presque continue de cellules principales, dont les sommets convergent tous vers le centre de figure. Là est accumulée une masse considérable de centro-acineuses, qui paraissent disposées sans grand ordre, mais où des lumières ont pourtant commencé à se former, puisque nous trouvons vers le haut un coagulum de suc pancréatique allongé et fragmenté. Les cellules principales périphériques sont déjà bien reconnaissables à leurs deux zones, à leur noyau à gros nucléole, etc., mais la zone basale est souvent encore très élevée. Dans la zone apicale, les grains de zymogène existaient, et ont été fixés en partie seulement. La plupart de ces cellules sont bien plus hautes que normalement, sous forme de prismes ou de longues pyramides.

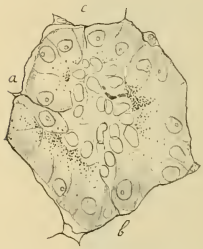


Fig. 20. — Une reconstitution simple, réduite à un énorme acinus, dans le pancréas de l'homme. En *a*, *b*, *c*, cloisons de refend commençant à pénétrer. Les grains de zymogène en partie conservés par le fixant. — Fixation, coloration, échelle, comme fig. 7.

Enfin, la masse entière est encerclée d'une *propria* nettement marquée, d'où partent, en *a*, une mince cloison de refend pénétrant jusqu'aux confins de l'amas central, en *b* et *c*, deux autres cloisons analogues plus fines encore, et qui se perdent à peu de distance.

Ceux qui ont quelque peu suivi l'histogenèse de la glande, seront de suite frappés de l'analogie existant entre cette figure et les grosses cavités sécrétantes en voie de lobation que nous

avons décrites chez l'embryon de Mouton (1895-*c*, p. 189, fig. 44 à 52, et pages suivantes j. à fig. 77)[1]. Ce sont les mêmes dispositions générales, la même masse centro-acineuse. Il s'agit évidemment ici d'un phénomène analogue, et l'énorme acinus que nous avons sous les yeux ne peut avoir qu'une existence transitoire. Ce qui le prouve encore, c'est sa taille inusitée, c'est l'état inachevé de la masse canalaire centrale, c'est le début de pénétration des membranes de refend, qui commencent à peine à atteindre cette masse. Mais d'où peut provenir une telle cavité sécrétante? Ce n'est évidemment pas d'acini plus petits, puisque, comme nous l'avons montré par le développement, ceux-ci tendent sans cesse à se diviser de plus en plus; ce ne peut être que d'une masse plus grosse, d'un îlot. Nous en aurons bientôt une preuve plus convaincante. Quoi qu'il en soit, en comparant ces faits avec ceux que nous avons étudiés chez l'embryon, il est évident qu'ici la lobation va continuer, et donner naissance à tout un groupe de petits acini.

Déjà en *a*, et un peu en *b*, il y a une tendance de la coque de cellules principales à se pincer et à se fragmenter, les bords des fragments se repliant en dedans sur eux-mêmes pour s'adosser, tandis que la *propria* pénétrante les sépare davantage; en *c*, c'est moins avancé. Mais la dislocation prochaine de l'ensemble en 4 ou 5 acini distincts ne saurait tarder. Ce qui le prouve encore, c'est l'examen des coupes suivantes, où cette dislocation était déjà bien plus avancée : la membrane propre *a* s'était divisée en T à l'extrémité, d'autres avaient pénétré en d'autres points, plusieurs adossements s'étaient produits. Pressez sur un fruit mûr de balsamine, la coque (c'est-à-dire le péricarpe) se fendra en tranches dont les bords se replieront en dedans sur eux-mêmes : vous aurez en quelque sorte, schématisée, régularisée, l'image de ce qui se passe ici. Car si dans le pancréas la coque ne se craquelle pas selon des fuseaux méridiens, elle se fragmente en segments polygonaux irréguliers et d'inégale largeur.

1. La plupart de ces grosses cavités provenaient aussi de reconstitutions, les plus grosses surtout. Nous avons de nouveau exposé ces procédés de lobation dans notre *Revue*, première partie, p. [39] (1906-*b*).

Des images analogues à celles-ci sont relativement fréquentes, et rien que sur la même lame nous pourrions en représenter plusieurs, toutes facilement reconnaissables à leur énorme acinus unique, à leurs centro-acineuses abondantes, groupées en masse, et en continuité avec l'arbre excréteur[1], à leurs fines cloisons de refend périphériques. Il y a pourtant des variations dans la forme extérieure, dans le degré de lobation, dans la différenciation des cellules principales, etc. La forme peut être moins régulière que dans l'exemple figuré, se rapprocher du triangle, de l'ellipse, quelquefois assez allongée. Les cloisons de refend peuvent être à peine pénétrantes, ou s'enfoncer jusque dans la masse centro-acineuse. Dans une même reconstitution d'ailleurs, la lobation se trouve plus ou moins accentuée selon les points, et les fragments sont très inégaux, les uns très larges, les autres réduits à quelques cellules. Quelquefois, mais surtout sur des masses un peu plus grosses que celle-ci, on voit, outre les cloisons de refend périphériques commençant à peine à pénétrer, quelques amas de substance conjonctive amorphe assez épais, vivement colorés en bleu par le noir naphtol, qui sont au contraire situés vers le centre, autour de restes vasculaires, et d'où rayonnent d'autres cloisons centrifuges marchant au-devant des premières, et tendant à engainer les canaux en voie de différenciation. Enfin, les cellules acineuses principales peuvent, selon les cas, et selon les points d'une même reconstitution, n'avoir qu'une très petite zone apicale contenant quelques grains de zymogène seulement, avec une haute zone basale striée, ou bien au contraire, dans les acini secondaires en formation les mieux individualisés, la cellule, plus basse et plus large, est presque complètement envahie par le zymogène. La première période d'élaboration des nouveaux acini est ainsi caractérisée par sa richesse exceptionnelle en proferment.

Comme second exemple, nous renverrons à la fig. 21, que nous

1. Nous avons vu que souvent, au contraire, dans les déconstructions, les tiges centro-acineuses, et même des portions de canaux, se coupent, se séparent de l'arbre excréteur. C'est un caractère qui suffirait à distinguer des reconstitutions certains des groupes que nous avons étudiés. Les gros acini isolés que nous décrivons peuvent ne représenter qu'une partie de la reconstitution, dont le reste est plus avancé et déjà moins reconnaissable.

avons déjà donnée dans notre *Revue* (1906-*b*) sous le numéro 69, p. [344]. Ici la masse est un peu plus grosse, la forme un peu plus complexe. Les éléments sont orientés radiairement, non plus autour d'un seul centre, mais de deux, et nous avons sous les yeux deux énormes acini hémisphériques, formés par deux

Fig. 21. — Une reconstitution du pancréas humain réduite à deux énormes acini hémisphérique en voie de lobation secondaire en *a*, *b*, *c*, *d*, *e*; *ce*, émissaire principal; *ca*, amas centro-acineux. — Fixation, coloration, échelle comme Fig. 12.

demi-couronnes (ou plutôt deux demi-coques) de cellules acineuses principales. Mais ces grosses cavités sécrétantes, qui font un contraste frappant par leur volume avec les petits acini environnants, montrent en *a*, *b*, *d*, *e* une tendance à se lober; en *c* même, la division est presque accomplie. Le petit acinus en voie de formation situé au-dessus de ce point est presque individualisé, et ses cellules sont larges, et riches en zymogène. On remarquera au contraire, en *d*, des éléments très allongés, encore peu différenciés, où la zone basale seule est très développée, forte-

ment striée d'ergastoplasme, le noyau encore très élevé, le zymogène très réduit. Le segment de canal qui y aboutit semble exercer une vive attraction sur ce groupe. Ici, en effet, on voit très nettement un canal principal *ce* aborder l'îlot transformé, et se diviser en deux branches, elles-mêmes bifurquées, en bas

Fig. 22. — La reconstitution complexe de la Fig. 19 vue à un fort grossissement. Elle est formée d'un certain nombre de très gros acini, riches en centro-acineuses, et encore, incomplètement séparés les uns des autres vers le centre, *a*, *b*, *c*, *d*, *e*, *f*. — Alcool, hémalun, acide picrique. — Même échelle que la Fig. 5.

tout au moins, mais encore élargies à leur extrémité en une massue constituée par un amas de cellules canalisantes serrées, dont la répartition n'est pas encore définitive. Un repli de la membrane propre sépare déjà les 2 gros acini, et tend à engainer les deux canaux inférieurs; on ne voit pas d'autre cloison de refend périphérique. Le fragment ayant été fixé à l'alcool la rétraction est ici très marquée.

Enfin, nous prendrons comme troisième exemple la reconstitution déjà montrée sur la fig. 19, et que nous allons étudier de plus près à un fort grossissement. Suivons la série des coupes, et examinons d'abord une section passant à peu près par le centre de la masse (fig. 22). Nous avons ici sous les yeux toute une petite grappe acineuse formant un ensemble bien net, un peu moins coloré que le parenchyme environnant, dont le sépare un fort retrait périphérique (fragment fixé à l'alcool). Cet ensemble est d'autant plus net que les acini constituants sont encore largement cohérents entre eux vers le centre de la grappe, de sorte que, à première vue, on n'aperçoit qu'une énorme masse, très fortement lobée et incisée. Le tout correspond comme volume à un gros îlot ovalaire. En l'examinant de plus près, nous pouvons d'abord très facilement y reconnaître deux gros acini, *a* et *b*, ayant des caractères analogues à ceux que nous venons d'étudier, c'est-à-dire riches en cellules centro-acineuses, et tendant à se lober en plusieurs points de leur périphérie. En *a* surtout, certaines cellules principales ont une zone basale très élevée. Ces deux acini ont déjà chacun un pédicule canalaire assez nettement individualisé. Mais il n'en est pas de même des autres, *d*, *e*, *f*, qui sont encore largement unis entre eux vers leur base, et constituent ainsi une masse centrale assez irrégulière, dans laquelle la portion *e* montre les zones basales de ses cellules coupées tangentiellement[1]. L'acinus *c* est tubuleux, plus nettement individualisé, et déjà en train de se recouper en fragments plus petits, séparés par plusieurs cloisons de refend pénétrantes. C'est donc le plus avancé dans son évolution. Cela se reconnaît encore à l'un des caractères que nous avons signalés ; à son extrémité droite, l'élaboration a été d'assez longue durée déjà, et si intense que les zones basales ont disparu, et que les corps cellulaires tout entiers, très élargis, sont criblés de vacuoles à zymogène.

Si, partant de cette coupe, nous remontions la série, nous verrions les acini étudiés ici disparaître peu à peu, en faisant place à deux gros nouveaux au niveau de *b* et de *c*, bientôt

1. L'acinus *d*, qui est largement relié à *e*, l'était aussi un peu vers son milieu au lobe droit de *c*, en mettant au point très superficiellement.

disparus à leur tour. Nous verrions surtout ces acini anciens et nouveaux s'individualiser et s'écarter de plus en plus les uns des autres, tandis que des canaux de nouvelle formation et

Fig. 23. — Deuxième coupe à travers la reconstitution de la Fig. 22. La masse devient plus cohérente. L'acinus e est encore en partie constitué de cellules endocrines.

relativement larges s'en dégagent, et se réunissent bientôt en deux petits troncs principaux qui se fusionnent. Nous sommes arrivés au pédicule de la grappe.

Mais l'aspect est tout différent si, à partir de la première coupe examinée, nous descendons maintenant la série, et nous

allons avoir ici la preuve certaine que ce groupement acineux dérive d'un îlot.

En effet, sur les coupes suivantes, à mesure que nous nous éloignons, nous voyons les gros acini constituants, au lieu de se séparer, tendre à se fusionner de plus en plus intimement les uns avec les autres, et de plus en plus irrégulièrement, de façon à constituer bientôt un groupe bien plus massif, plus gros, mais de moins en moins profondément lobé, surtout dans sa partie médiane.

Enfin, dans cette partie précisément, *e*, nous voyons bientôt apparaître (fig. 23) un petit amas de cellules endocrines, qui va s'élargissant sur la fig. 24, où il est pénétré par un vaisseau. Cet amas augmentait encore sur les deux coupes suivantes, puis diminuait et disparaissait, en faisant place à un gros acinus nouveau. Dans l'ensemble, nous avons donc sous les yeux une reconstitution dont la partie centrale ou noyau est encore une masse indivise de tissu endocrine pur, pénétrée seulement par quelques vaisseaux. Sur toute sa périphérie, cette masse est en continuité avec de grosses cavités sécrétantes encore plus ou moins fusionnées entre elles vers leur point d'implantation, de plus en plus individualisées plus loin. D'un côté enfin, le premier étudié, ces acini se séparent presque complètement, et il en part des canaux bien nets qui vont se réunissant. C'est évidemment un gros îlot, dont la périphérie est en pleine reconstitution, plus avancée d'un côté, dont le centre au contraire est encore en période d'état, mais achève rapidement de se disloquer.

L'examen plus détaillé des fig. 23 et 24 permet de bien se rendre compte de ces faits. Nous y retrouvons l'acinus *c*, toujours bourré de zymogène, le plus avancé en évolution et le mieux séparé. Pourtant, à mesure qu'on s'enfonce dans la série, il est plus gros et moins lobulé. L'acinus *b*, qui était cohérent à *e* sur 22, est coupé tangentiellement sur 23, puis disparaît. L'acinus *a* se retrouve au contraire jusque sur 24; mais là, il est tangentiellement coupé, et intimement uni à la masse centrale. L'acinus *d* s'est divisé en deux parties (23), dont l'inférieure se confond également avec cette masse (24). Le double acinus inférieur irrégulier *f* a grossi considérablement, et

vient également s'y accoler par une large base (24). Sa moitié droite est devenue à elle seule une énorme cavité sécrétante, à

Fig. 24. — Troisième coupe à travers la reconstitution de la Fig. 22, montrant, en continuité avec l'acinus c, un gros noyau central encore nettement endocrine, pénétré par un vaisseau; la masse entière est un gros îlot en train de revenir à l'état acineux.

peine lobulée superficiellement, la plus grosse de l'amas, autour d'un groupe d'une quinzaine de centro-acineuses. La cohérence, le fusionnement des parties constituantes s'accentuent donc de

plus en plus, et ne diminueront un peu de nouveau que dans les dernières coupes, quand le noyau endocrine aura disparu.

Mais, la partie la plus intéressante à étudier est précisément la périphérie de ce noyau. Suivons l'acinus *e*. Sur 22 il était coupé tangentiellement en haut, mal limité en haut et à droite, et une tige centro-acineuse partant du gros amas commun à *e* et à *f* s'y indiquait, pénétrant de bas en haut. A gauche, les cellules principales contenaient une certaine quantité de zymogène, et se distinguaient par des zones basales hautes et foncées. C'était donc, à n'en pas douter, un acinus semblable à tous ceux que nous venons d'étudier. Mais, sur la figure 23, le même acinus, bien limité cette fois en haut et à droite, offre un aspect tout particulier. Un peu plus de la moitié de sa surface est constituée par du tissu endocrine bien reconnaissable à son cytoplasme clair et vacuolisé, à ses limites cellulaires vagues ou absentes, à ses noyaux de taille inégale, serrés, multinucléolés, ou riches en chromatine. Si bien que ce n'est plus à proprement parler un acinus, ce n'est pas un îlot; c'est une formation dont il est absolument impossible de nier le caractère mixte. Au bord gauche sont quelques petites cellules plus sombres, analogues à celles que nous avons signalées dans les îlots avancés et prêts pour la reconstitution. En haut et en bas, ces cellules sont devenues plus grosses, et ont pris plus ou moins nettement les caractères de cellules acineuses principales : quelques grains de zymogène y apparaissent même déjà. Mais elles n'ont encore aucune orientation précise.

Il en est tout autrement à droite, *au contact de la tige centro-acineuse pénétrante*. Ici, les mêmes éléments s'allongent, et viennent par leur sommet s'insérer sur cette tige. C'est très marqué vers le haut surtout, où un élément se recourbe et s'effile en pointe pour arriver jusqu'au contact de la centro-acineuse terminale. Il faut donc admettre que cette tige joue un rôle attractif tout particulier, est douée d'un chimiotactisme positif spécial, qui lui permet de grouper et d'orienter les éléments acineux autour d'elle. C'est un rôle que nous avons depuis longtemps d'ailleurs (1895-*c*) assigné à toutes les cellules

canalisantes[1] du pancréas. Cette attraction semble nulle au côté gauche, où la tige confine au tissu endocrine pur; il est donc probable qu'elle ne s'exerce avec succès que sur des cellules mûres, ayant reconquis les propriétés des cellules acineuses, mais incapables de s'orienter, de se grouper d'elles-mêmes en acini, si les cellules canalisantes ne viennent pas leur apporter un axe creusé d'une lumière, autour de laquelle elles pourront s'ordonner radiairement.

Sur la figure 24, l'acinus *e* n'est plus guère reconnaissable; il est élargi, plus ou moins fusionné de tous côtés avec les parties voisines, et la majeure partie de sa surface est représentée par du tissu endocrine, au milieu duquel pénètre un capillaire à gaine épaissie et riche en noyaux. Remarquons pourtant encore que ces noyaux sont plus abondants que d'ordinaire; il semble que le vaisseau et sa gaine se retirent, se rétractent autour de leur point de pénétration, ce qui permet cette accumulation toute spéciale de noyaux.

Les coupes suivantes n'étaient pas sans intérêt. La masse endocrine y montrait encore quelques noyaux géants. Sur la première, elle était presque complètement entourée d'une rangée de cellules sombres. En quelques points ces éléments étaient encore petits et assez régulièrement polyédriques; ailleurs ils étaient plus gros et commençaient à prendre la forme pyramidale, mais sans s'orienter bien nettement. Ailleurs enfin ils s'accumulaient en plusieurs couches. Tous ces amas semblaient attendre la pénétration des cellules canalisantes, ici complètement absentes.

Sur une autre coupe, la masse endocrine était nue latéralement. Mais, en haut et en bas, on retrouvait les mêmes éléments foncés. En bas ils s'accolaient à un canal pénétrant, coupé en long; de ce canal partait une centro-acineuse unique, s'enfonçant perpendiculairement dans la masse; et, autour de cette cellule, les éléments voisins, pourtant encore peu mûrs ici et peu foncés, prenaient déjà une orientation radiaire bien marquée.

1. Nous avons appelé *cellules canalisantes* l'ensemble des cellules centro-acineuses et des cellules épithéliales des canaux.

Ces faits suffisent, croyons-nous, pour permettre de se rendre compte de ce qu'est une reconstitution chez l'Homme. Les images analogues à celle-ci, c'est-à-dire avec mélange de parties insulaires et acineuses (ces dernières offrant les signes caractéristiques de la reconstitution)[1], sont rares, il est vrai, dans le pancréas normal de l'Homme adulte. Cela prouve uniquement que nous sommes ici en présence d'un stade très fugitif, que la première partie de la métamorphose s'accomplit rapidement et saisit l'îlot à peu près en bloc. Mais, dans les pancréas pathologiques, où une sclérose plus ou moins avancée retarde les phénomènes ordinaires et facilite leur chevauchement, il est très facile de trouver de ces reconstitutions à caractères mixtes, et nous avons pu en voir de nombreuses sur les pancréas étudiés par **Curtis et Gellé** (1907-1908). Ici quelquefois l'îlot, arrondi ou ovalaire, est comme coupé par le milieu; une moitié seulement est en reconstitution, l'autre ayant conservé, dans toute son étendue, les caractères de la période d'état. Les reconstitutions ou « formes de passage insulo-acineuses » sont surtout nombreuses dans les pancréas diabétiques, et occupent en certains lobules « la presque totalité du parenchyme glandulaire[2] », tandis que ce sont au contraire les formes d'accroisse-

1. Dont les principaux, gros acini riches en centro-acineuses souvent disposées en gros amas, larges canaux pénétrants en continuité avec elles, cellules à hautes zones basales... sont les mêmes chez tous les Vertébrés à îlots nets que nous avons étudiés. Nous avons montré ailleurs (1907, chez l'Ane) que, ces caractères mis à part, le processus de reconstitution n'était d'ailleurs pas fatalement le même que chez l'Homme, et offrait des variations dans la série.

2. **Gellé** (1908) a donné plusieurs figures de ces reconstitutions, que nous avons examinées ensemble, et particulièrement des larges plages qui en sont entièrement ou presque entièrement constituées. Tout le parenchyme est, en ces points, décomposé en des sortes de petits lobules élémentaires ovalaires, représentant chacun une reconstitution. Les caractères de ces reconstitutions varient. Certaines d'entre elles paraissent formées de tissu acineux redevenu presque normal, mais ayant conservé le mode de groupement spécial. Ce ne sont plus, si l'on veut, des reconstitutions à proprement parler. Mais il semble que, pendant qu'elles étaient à l'état d'îlot, le parenchyme voisin ait été plus ou moins détruit, l'îlot lui-même encerclé par la sclérose, de sorte que le groupe cellulaire revenant à l'état acineux se trouve isolé dans une logette fibreuse, arrondie ou ovalaire, et obligé de garder le caractère qui lui est imprimé par son origine spéciale. Ce sont des sortes de *pseudo-lobules d'origine insulaire* ou d'*insulo-lobules*. Il semble parfois que des essais d'une nouvelle transformation insulaire s'ébauchent sur certains points de ces petites masses. Mais ces essais limités doivent avorter le plus souvent, le renouvellement du tissu endocrine étant entravé par la sclérose; d'autre part, les îlots anciens diminuent peu à peu de nombre, transformés, sclérosés, ou détruits d'une autre manière : il n'est pas étonnant qu'une glycosurie persistante s'établisse.

ment « acino-insulaires » qui prédominent de beaucoup, ou existent seules, dans les pancréatites oblitérantes simples résultant de l'obstruction ou de la compression du canal, de même qu'elles abondent chez l'animal après la ligature expérimentale (Gellé, 1908).

Nous avons vu que, dans une même reconstitution (témoin la dernière), on peut retrouver tous les stades, depuis l'état endocrine pur, jusqu'au début de la division en très petits acini (acinus *c*, fig. 22), et jusqu'à la réplétion complète par le zymogène de leurs cellules principales. Le plus souvent les derniers de ces stades seulement coexistent dans un même groupe, ou bien le groupe entier peut même évoluer simultanément dans toutes ses parties. Quoi qu'il en soit, au bout d'un certain temps, il diffère de moins en moins du parenchyme exocrine voisin, avec lequel il finit par se confondre. Dans ce parenchyme, on aperçoit parfois pourtant, couvrant un champ arrondi ou ovalaire à contour encore assez régulier, du diamètre d'un gros îlot (voir fig. 19 en haut et à gauche), un groupe d'acini plus gonflés que les voisins, moins rétractés, à éléments rebondis, bourrés de zymogène dans toute leur hauteur. Si nous rapprochons ceci de l'aspect analogue que nous avons observé dans l'acinus *c* (fig. 23), et en beaucoup d'autres points, nous y verrons le dernier stade de la reconstitution acineuse, nous y verrons la première élaboration intense et surabondante du groupe cellulaire rajeuni. De sorte que, si incomplète qu'elle fût, l'idée de **Lewaschew** était juste : le passage par le stade îlot équivaut pour la cellule à une sorte de régénération.

La façon dont se comportent les *centro-acineuses* dans la glande reconstituée que nous avons étudiée en dernier lieu, et particulièrement dans l'acinus *e*, semble bien montrer que, à cette phase de l'évolution, ces éléments proviennent surtout du dehors, bien que d'autres peut-être puissent se redifférencier sur place à leur contact. D'autre part, nous avons vu que, dans la période d'accroissement, une partie au moins d'entre eux sont séparés des canaux par l'action de la *propria* et englobés dans l'îlot. Qu'y deviennent ils? Faciles à confondre avec les cellules endocrines à cause de leur cytoplasme clair et de leurs carac-

tères nucléaires analogues, ils sont malaisés à suivre. Il semble qu'ils se confondent complètement avec les voisins[1]. Les fixations avec notre mélange chromo-acéto-osmique fort sont plus précieuses ici. Elles nous montrent de place en place, parmi les cellules endocrines granuleuses, quelques éléments entièrement clairs, à protoplasme peu abondant, à noyau allongé, qui peuvent être des centro-acineuses conservées sous leur forme primitive, et attendant l'heure de la reconstitution. Mais ces éléments sont en nombre infime par rapport à celui des centro-acineuses englobées lors de la période d'accroissement. La plupart des autres cellules claires ont un cytoplasme nettement vacuolisé, et possèdent souvent quelques petits grains clairsemés. Nous croyons donc pouvoir admettre que, chez l'Homme, les centro-acineuses sont des éléments assez peu différenciés pour pouvoir devenir de véritables cellules d'îlot, lors de la transformation, et même lors de la reconstitution, des cellules acineuses principales[2], si leur position s'y prête à ce moment.

Si le rôle modelant des vaisseaux est prédominant dans les déconstructions, c'est-à-dire dans la période d'accroissement des îlots, le rôle des centro-acineuses, des cellules canalisantes en général, n'est pas moins évident, dans la période de reconstitution des acini. Ici nous trouvons toujours des canaux plus gros que normalement, des amas centro-acineux abondants *et en continuité avec l'arbre excréteur*. Les amas centro-acineux ne peuvent en effet jouer leur rôle ordonnateur dans les reconstitutions que s'ils bourgeonnent sur l'arbre excréteur, et s'ils y prennent leur point d'appui. C'est au contraire quand leur lien avec lui est rompu qu'ils semblent perdre leur pouvoir attractif sur les cellules principales. Sans mettre en doute l'action propre de ces éléments, nous croyons que les ramuscules nerveux qui les accompagnent doivent jouer ici un rôle. Nous avons montré ailleurs (1895-*c*. 1906-*b*) que, au cours du développement, les

1. Sauf pourtant à la surface de l'îlot, où certaines cellules canalaires allongées paraissent persister. Nous avons montré d'autre part que, chez les Reptiles, elles persistent certainement au centre des cordons, autour de la lumière plus ou moins rétrécie et effacée; mais c'est une particularité propre à ces animaux.

2. Ne possédant pas de zymogène à remanier, elles doivent élaborer peu, à moins qu'elles n'empruntent par osmose aux éléments voisins, où qu'elles ne se modifient plus profondément.

nerfs abordent la glande par deux voies : 1° en suivant les artères, 2° en remontant le long des canaux. Nous verrions volontiers dans cette double distribution les deux voies par où se transmettent des excitations nerveuses d'ordre différent, poussant les unes aux déconstructions, les autres aux reconstitutions. L'action propre des vaisseaux dans les premières doit être aidée, commandée peut-être, par les filets nerveux qui les accompagnent, et que **Pensa** nous montre si nombreux, reliés surtout aux fins et riches plexus des îlots. L'action propre des cellules canalisantes dans les secondes doit être aidée ou commandée par les filets nerveux[1] grimpant comme des lianes le long des rameaux de l'arbre excréteur. Lors de la déconstruction, ces filets doivent être coupés là où se coupent les canaux, et ainsi s'expliquerait la désorientation si évidente de certains amas acineux. Lors des reconstitutions, ils doivent reparaître au contraire, et **Ranvier** nous a montré avec quelle rapidité ils peuvent le faire dans les petites plaies.

VII. — Conclusions.

Les résultats obtenus grâce à ces nouvelles recherches complètent, corrigent, mais confirment dans tous les points essentiels la théorie *de la liaison intime des deux parenchymes*, telle que nous l'avons établie en 1893 chez l'embryon de Mouton, et en 1894 chez l'Homme adulte. Contrairement à ce qu'ont avancé **Pearce** et **Küster**, il n'y a pas une dernière phase embryonnaire du développement des îlots, au cours de laquelle ces derniers rompraient définitivement toute attache avec le parenchyme exocrine. Les faits de rupture qu'ont observés ces auteurs à un certain stade de la période fœtale sont exacts; mais, à partir de cette époque, ils se reproduisent pendant toute la vie, dans le pancréas de l'Homme. Car, pendant toute la vie, de nouveaux îlots se forment aux dépens des cavités sécrétantes,

1. Venant de l'intestin, ces filets ont toute chance d'être excito-sécrétoires exocrines, tandis que les premiers, suivant les vaisseaux avec les vaso-moteurs, ont grande chance de fournir des rameaux excito-sécrétoires endocrines.

et tendent peu à peu à rompre les nombreux liens qui les unissaient à l'arbre excréteur. Mais cette rupture n'est pas fatalement complète[1], et, surtout, elle n'est que *temporaire*, puisque *la grande majorité des îlots de l'adulte sont en voie d'accroissement par quelque point, et restent en continuité directe ou indirecte avec l'arbre excréteur. La période d'indépendance absolue ne représente en général qu'une très courte portion du cycle évolutif de chaque îlot, ou peut même manquer complètement.*

D'autre part, la période d'involution est, il est vrai, plus difficile à suivre que la période d'accroissement, parce qu'elle débute assez brusquement et s'étend presque d'emblée à tout l'îlot en bloc. Mais la présence d'une portion centrale ou noyau endocrine dans certaines de nos *reconstitutions* d'acini (ou formes de passage insulo-acineuses de **Curtis et Gellé**) relie nettement ces groupements aux îlots. Leurs caractères spéciaux (acini énormes, gros amas centro-acineux bourgeonnant sur les canaux, cellules acineuses jeunes à zones basales élevées, indices de lobation, etc.,) permettent enfin de les distinguer des formes d'accroissement, ou formes de passage acino-insulaires (déconstructions d'acini).

Le cycle évolutif de l'îlot étant ainsi établi, nous y voyons, une fois de plus, la démonstration de notre *Théorie du balancement*, qu'il faudra bien se résigner à admettre un jour.

En attendant que, sur ce point, le temps fasse son œuvre, nous attirerons de nouveau l'attention sur la preuve expérimentale du balancement récemment fournie par **Swale Vincent et Thompson** (voyez p. 4). Elle nous a paru assez importante pour que nous la reprenions sur une plus large échelle et dans de meilleures conditions. Nous avons choisi pour cela le Pigeon, animal chez lequel l'inanition semble amener les changements les plus notables dans les îlots. Nous avons mis en expérience 24 sujets, et, bien que l'examen histologique ne soit pas terminé, nous pouvons dire maintenant que les résultats de **Swale Vincent et Thompson** nous paraissent confirmés : l'inanition détermine généralement un accroissement considérable du tissu

1. C'est-à-dire ne s'étend pas fatalement à tous ces liens.

endocrine ; le retour à la ration normale rétablit bientôt les choses en l'état primitif. L'existence du cycle évolutif complet est ainsi mise en relief de la façon la plus saisissante.

Traiter en détail la question soulevée par **Ugo Lombroso** (et **Van Rynberk**) à propos de la participation des acini à la sécrétion interne, sortirait du cadre de ce travail. Nous avons déjà exposé nos vues à ce sujet p. 364 de notre *Revue* (**L.** 1906-*b*). Nous ne nions pas que les cellules acineuses puissent avoir une sécrétion interne, puisqu'il n'est pas de cellule qui en manque complètement. Nos acini à périphérie granuleuse (**L.** 1908-*a*) jouent peut-être déjà un rôle plus important à ce sujet. Mais il nous semble logique d'attribuer surtout et en premier lieu la sécrétion interne spécifique, ou la principale sécrétion interne spécifique, aux portions de la glande dans lesquelles elle est si visiblement écrite, c'est-à-dire aux îlots de Langerhans. Nous n'opposons en rien la cellule d'îlot à la cellule acineuse, puisqu'elle ne représente pour nous qu'un stade de l'existence de celle-ci spécialement consacré à la fonction interne. Le principal argument de **Lombroso** est que, après ligature expérimentale, il trouve *toujours* un certain nombre d'acini conservés. Mais ses contradicteurs, **Visentini** particulièrement (1907-*a* et *b*), arrivent à de tout autres résultats. Nous avons montré avec **Gontier de la Roche** (1902) que, au lieu d'acini conservés, il s'agit souvent, chez le Cobaye tout au moins, d'une nouvelle tentative de formation d'acini (pseudo-acini) sur les tubes pancréatiques primitifs indifférents, au delà d'une période où les cavités sécrétantes ont complètement disparu. Enfin, nous croyons avoir démontré qu'elles finissent tout au moins par disparaître à la longue chez le Lapin, puisque, deux ans après la résection du canal, nous n'avons pu en trouver trace (**L.** 1906-*c*). Il est bien évident que, chez le sujet dont nous avons donné l'étude détaillée, les îlots seuls étaient capables d'assurer l'élaboration de la sécrétion interne ou des diverses sécrétions internes de la glande.

Lille, 30 juillet 1906.

APPENDICE

Plusieurs notes ou mémoires ont paru depuis que ce travail a été écrit, et pendant son impression. Nous ne pouvons y revenir ici. Plusieurs sont favorables à nos théories; d'autres y sont opposés : nous croyons y avoir répondu d'avance ici. Nous nous arrêterons seulement un instant à la communication qu'a faite récemment M. Claude à l'*Association des Anatomistes* (Nancy, avril 1909), parce qu'elle semble saper, à la base même, toutes les conceptions actuelles sur l'origine des îlots.

M. Claude a étudié l'embryon de Mouton. D'après lui, les îlots naissent et s'accroissent aux dépens de cellules conjonctives, qui, après un certain temps, se dissocient de nouveau pour redevenir conjonctives, et élaborer des fibres collagènes. Nous avons répondu brièvement en séance à M. Claude. Nous avons ensuite examiné avec lui ses préparations. Elles ne nous ont nullement convaincu. L'auteur appelle *cellules troubles*, ou de Langerhans, tous les éléments qui se colorent fortement en rouge par la triple coloration de Prenant. Et il confond ainsi, selon nous, avec les vraies cellules troubles, certaines cellules nerveuses, et, d'autre part, certaines cellules conjonctives foncées, qui sont peut-être des rhagiocrines, qui ont peut-être une autre signification[1]. Il voit ces dernières accolées aux îlots sans l'intermédiaire de *propria*; mais nous apercevons mal ses membranes propres, faiblement colorées en vert, et ne pouvons être aussi affirmatif. D'autre part, il nous a montré des « îlots en voie de dissociation », qui, pour nous, ne sont autre chose que des ganglions nerveux du plexus en voie de développement; les faisceaux de fibres roses, pâles, non collagènes encore, qu'il en fait provenir, sont, pour nous, les troncules nerveux. Nous reconnaissons d'ailleurs que les préparations de M. Claude sont excellentes, que la distinction entre les îlots et certains jeunes ganglions nerveux est très difficile, et que nous n'avons pu y arriver, sur ses préparations, qu'en nous y reprenant à plusieurs

1. Ce sont peut-être aussi, par places, des pointes d'accroissement vasculaires.

fois, et en examinant des séries entières de coupes. En résumé, nous croyons pouvoir maintenir la conclusion, vérifiée déjà par plusieurs autres auteurs, que les îlots primaires de l'embryon (car il s'agit de ceux-ci surtout) proviennent de l'ébauche pancréatique épithéliale. Nous avons montré (et K. Helly y a insisté) qu'il existe même déjà des amas endocrines tout au début, dans les premiers cordons variqueux primitifs pleins. Nous avons décrit et figuré des cellules troubles isolées encastrées entre les autres éléments dans la paroi même des tubes pancréatiques primitifs. Nous avons montré enfin que, souvent au moins, les éléments des saillies insulaires hémisphériques arrivent jusqu'en bordure de la lumière, et que, en ce cas, elles ne sont pas simplement accolés au tube, comme on le prétend aujourd'hui.

La théorie que soutient M. Claude est, en somme, plus vaste[1] : c'est celle de l'épithélialisation du conjonctif. Il s'agit de savoir si des cellules mésenchymateuses ou conjonctives peuvent, là comme elles le font en d'autres points, venir former des amas épithéliaux, ou s'ajouter à une ébauche épithéliale en changeant de caractère. Mais alors élargissons la question; il ne s'agit plus seulement des îlots, il s'agit de toute la glande pancréatique : des cellules conjonctives peuvent-elles venir s'y mêler, et se transformer en ses éléments épithéliaux, acineux, insulaires, canalaires, etc.? Nous ne l'avons jamais vue, cette transformation. Nous n'y croyons point; mais nous ne voulons point refuser de la discuter au nom du dogme de l'intangibilité des feuillets. Qu'on nous apporte simplement de meilleures preuves. Quant aux îlots, peu importe que des cellules conjonctives puissent venir participer à l'édification générale de l'ébauche pancréatique épithéliale; cela ne nous empêchera pas d'affirmer, parce que nous en avons des preuves surabondantes, et dans toute la série des Vertébrés, qu'ils s'édifient essentiellement par bourgeonnement aux dépens de l'arbre pancréatique primitif, puis, pendant toute la vie, par transformation de ses cavités sécrétantes.

Lille, mai 1909.

1. Nous n'avons pas son texte entre les mains à l'heure actuelle; mais nous croyons nous rappeler suffisamment sa communication.

Index bibliographique.

Nous renvoyons, pour les travaux antérieurs à 1905, à l'*Index bibliographique* de notre *Revue* (1905-*e*, — 1906-*b*) et à son *Appendice*. Nous rappelons simplement ici quelques numéros de cet appendice, pour leur donner une lettre.

CURTIS ET GELLÉ. — Note sur le pancréas des diabétiques. *Echo Médical du Nord*, 17 novembre 1907.

DEWITT (Lydia). — Morphology and physiology of areas of Langerhans. *The Journal of experimental medicine*, t. VIII, New-York, 1906.

DIAMARE (V.). — Sulla funzione endocrina del pancreas e sugli elementi che la disimpegnano. *Archivio di fisiologia*, vol. V, gennaio, 1908-*a*, p. 253.

DIAMARE (V.). — Vergleichende anatomisch-physiologische Studien über den Pankreasdiabetes. *Zentralblatt für Physiologie*, Bd. XXI, n° 26, p. 1, 1908-*b*.

GELLÉ (Eug.). — Du retentissement des lésions canaliculaires sur le parenchyme pancréatique acineux et insulaire, et de leur importance dans la genèse du diabète. *Bull. de l'Académie de Médecine*, 7 juillet 1908-*a*, et *Journal de physiologie et de pathologie*, juillet 1908-*b*.

GELLÉ (E.). — Existence des acini à périphérie granuleuse dans le pancreas humain pathologique. *Société centrale de Médecine du Nord*, 24 juillet 1908-*c*, et *Echo Médical du Nord*.

GELLÉ (E.) ET PELISSIER. — Les zones péri-insulaires chez l'Homme, dans le pancréas pathologique. *Soc. cent. de méd. du Nord*, — et *Echo*, etc., 1908.

HEIBERG (K.-A.). — Beiträge zur Kenntniss der Langerhansschen Inseln im Pankreas. *Anatomischer Anzeiger*, Bd. XXIX, p. 49, 1906-*a*.

HEIBERG. — Ein Verfahren zur Untersuchung der Bedeutung der Langerhansschen Inseln im Pankreas. *Hoppe-Seyler's Zeitschrift für physiol. Chemie*, 1906-*b*, p. 293.

HEIBERG. — Ueber einige Probleme des Pankreas. *Zentralblatt für die ges. Physiologie und Pathol. des Stoffwechsels*, 1907-*a*.

HEIBERG. — *Autoreferat* résumant un travail en danois dans *Hospitalstidende*, Bd. L, 1907-*b*.

HERXHEIMER. — Ueber Pankreascirrhose. *Virchow's Archiv*, Bd. CLXXXIII, 1906.

HESSE. — Die Ausführungsgänge des Hundepankreas. *Arch. f. die ges. Physiologie*, Bd. CXVIII.

LAGUESSE. — *C. R. de la Soc. de Biol.*, 1905-*d* (Voyez Appendice).

LAGUESSE. — Le Pancréas, *in Revue générale d'Histologie* de RENAUT ET REGAUD. Lyon, Storck, fascicule 4 et 5 réunis. — 1re partie. La glande exocrine, septembre 1905-*e*. — 2e partie. La glande endocrine, août 1906-*b*.

LAGUESSE. — *Echo médical du Nord*, 1906-*a* (Voyez Appendice).

LAGUESSE. — Étude d'un pancréas de Lapin transformé en glande endocrine pure deux ans après résection de son canal excréteur. *Arch. d'Anat. microscopique*, t. IX, fasc. 1, 1906-*c*.

LAGUESSE. — Nouvelles formes de transition dans les îlots endocrines du pancréas de l'Homme. *C. R. de l'Association des Anatomistes*. 9e R. — Lille, 1907, p. 168.

LAGUESSE. — Acini à périphérie granuleuse dans le pancréas humain. *C. R. de l'Assoc. des Anat.*, 10e R. — Marseille, 1908-*a*.

LAGUESSE. — Sur les rapports des îlots endocrines avec l'arbre excréteur dans le pancréas de l'Homme adulte. *C. R. de la Soc. de Biologie*, juillet 1908-*b*.

LAGUESSE ET DEBEYRE. — Les îlots endocrines du pancréas chez l'Ane. *Bibliographie anatomique*, fasc. 3, t. XVI, 1907.

LANE (M.-A.). — The cytological characters of the areas of Langerhans. *The american Journal of Anatomy*, vol. VII, p. 409, 1907.

LOMBROSO (Ugo). — Sulla possibile sopravivenza dei Colombi alla legatura e recisione dei tre dotti pancreatici. *Rendiconti della R. Accad. dei Lincei*, 4 agosto 1907-*a*.

LOMBROSO (U.). — Zur Frage über die innere Funktion des Pankreas, mit

besonderer Rücksicht auf den Fettstoffwechsel. *Archiv für exp. Pathol. und Pharmakol.* Bd. LVI, 1907-*b*, p. 357.

LOMBROSO (U.). — A proposito della nota del Dott. Visentini « Sulla funzione del pancreas ». *Gazetta medica italiana*, anno LVIII, n° 48, 1907-*c*, p. 3.

MARASSINI (Alberto). — Contributo sperimentale allo studio della funzione delle isole di Langerhans del pankreas. *Rivista di Fisica, Matematica e Scienze naturali* (Pavia), anno VIII, septembre 1907, n° 93, p. 1.

NERLICH (R.-A.). — Untersuchungen über Bau und Funktion des Langerhans'schen Inseln. *Inaugural Dissertation*, Mediz. Fakult., Breslau, 1906.

SERENI. — Sulla presenza e distribuzione del grasso nei diversi elementi cellulari del pancreas. *Policlinico*, vol. XII, 1905.

TSCHASSOWNIKOW. — Ueber die histologischen Veränderungen der Bauchspeicheldrüse nach Unterbindung der Ausführungsganges. *Archiv für mik. Anat.*, Bd. LXVII, 1906, p. 758.

VAN RYNBERK. — Sulla funzione endocrina del pancreas nei Vertebrati, e sugli elementi morfologici che participano ad essa. — Rivista sintetica. *Archivio di Fisiologia*, vol. IV, fasc. VI, septembre 1907, p. 497.

VINCENT (Swale) AND THOMPSON (F.-D.). — On the relations between the « Islets of Langerhans » and the zymogenous tubules of the Pancreas. *Internationale Monatsschrift für Anat. und Physiol.*, Bd. XXIV, 1907, p. 61.

VISENTINI (Arrigo). — Osservazioni sul comportamento delle isole del Langerhans nel diabete e in altri stati patologici. *Bollettino della Società medico-chirurgica di Pavia*, 6 luglio 1907-*a*.

VISENTINI (A.). — Sulla funzione del pancreas. *Gazzetta medica italiana*, anno LVIII, n° 44, 1907-*b*, p. 5.

VISENTINI (A.) — Alcune osservazioni sull' anatomia del pancreas degli Uccelli. *Monitore zoologico ital.*, anno XIX, 1908, n° 1, p. 17.

Explication des planches I à III.

PLANCHES I ET II.

Un petit îlot endocrine de l'Homme adulte (*supplicie*) *coupé en série* au 1/200e de millimètre, et montrant, *en remontant la série*, les images de transition graduelle entre le parenchyme endocrine et le parenchyme exocrine, qui finit par être seul présent sur les coupes 1 et 2. La série complète a été représentée. — (Sublimé acétique. — Safranine, picronoir naphtol de Curtis. — Obj. Zeiss [apochr. 1,5 — Apert. 1,30. — Immers. homog. Oc. 4.] *Camera* Nachet, puis réduction de 1/3. Echelle au bas de la planche.)

Lettres communes à toutes les figures : *ca.*, canaux excréteurs; *v*, *v*, vaisseaux capillaires; *mp.*, membranes propres; *ar.*, artériole. — Pour l'explication détaillée, voir le texte, chapitre III et IV, p. 35 et 56.

Pour faire ressortir les continuités, on n'a représenté en noir foncé que les parties colorées par le noir naphtol, c'est-à-dire les membranes propres, *mp.*, les fibres conjonctives *fc.* (figure 14 à 18), et les gaines conjonctives amorphes des vaisseaux intrinsèques. Les éléments épithéliaux, colorés en rouge par la safranine, ont été figurés au contraire en grisaille (au crayon) et sans détails; les cellules endocrines et les éléments canalaires complètement clairs, les cellules acineuses avec leur zone basale ombrée.

Sur figure 18, on voit l'artériole former une sorte de trépied vasculaire, d'où part notamment à gauche un vaisseau, sous forme d'un bourgeon creux. En 17 déjà ce vaisseau (*v*), qui renferme ici un leucocyte polynucléaire, perd ses fibres lisses, et devient un simple gros capillaire artériel, dont un rameau pénètre, sur figure 13, dans l'îlot (afférent principal). Il s'entoure, à ce niveau, d'une gaine amorphe à stries sombres mais larges, irrégulières, mal limitées, et généralement faciles à distinguer des fibres conjonctives. Il contient une hématie.

Planche III

Ilots endocrines de l'Homme adulte (supplicié) en voie de formation. Obj. Zeiss. Apochr. 1,5. (Ap. 1,30. Immers. homog.) — Oc. comp. 4, *camera*, soit environ 860 diamètres. — Oc. 12 pour la figure 21-B, soit environ 2 600 diamètres.

Figure 19. — Au côté inférieur d'une artériole *ar*, coupée obliquement et contenant deux hématies, trois cavités sécrétantes *a*, *b*, *c*. La moitié supérieure de *b* est seule représentée. — *ca*, cellules centro-acineuses; *m p*, membrane propre, mise en évidence par le noir naphtol. La partie gauche de l'acinus *a*, sous l'influence d'un vaisseau pénétrant contenant une hématie, achève de se transformer en un petit amas d'éléments endocrines s'irradiant autour du vaisseau. — (Sublimé acétique. Safranine, picro-noir naphtol de Curtis.)

Figure 20. — *i*, îlot un peu plus avancé, en voie de formation autour du capillaire pénétrant *v'*, renfermant trois hématies; — *v*, *v*, capillaires périphériques; — *a*, *b*, *c*, restes de cavités sécrétantes en continuité avec l'îlot. Elles sont chargées de gros grains de zymogène d'un rouge violacé, tandis que les cellules endocrines renferment des petits grains de sécrétion violets. — *ca*, cellule centro-acineuse; *cp*, cellules principales. L'un des éléments de l'amas, *b*, est en voie de transition, et contient les deux sortes de grains. — (Mélange chromo-acéto-osmique fort, formule A. — Safranine — violet de gentiane.)

Figure 21. — A. Portion de cellule endocrine de l'Homme adulte; *n*, noyau; à sa droite, cytoplasme d'architecture uniquement alvéolaire, sans grains; à sa gauche, cytoplasme modérément chargé en outre de petits grains endocrines. — B. Le même point dessiné à un grossissement trois fois plus fort (Oc. 12), et montrant plus nettement les alvéoles et, à gauche, les grains en voie de différenciation dans les nœuds du réseau alvéolaire. (Même fixation et même coloration que figure 20.)

SUR QUELQUES POINTS DE LA MORPHOLOGIE DU SANG

ÉTUDIÉS PAR L'OBSERVATION

DE LA CIRCULATION DANS L'AILE DE LA CHAUVE-SOURIS

Par J. JOLLY.

(*Travail du Laboratoire d'Histologie du Collège de France.*)

Plus on examine les problèmes histologiques et plus on se convainc de la nécessité d'étudier les éléments vivants et de les comparer aux objets fixés : ces observations comparatives sont nécessaires pour éviter les causes d'erreur produites par les réactifs. Assurément, les réactifs nous montrent de nombreuses dispositions qui sans eux ne seraient pas perceptibles; c'est une méthode même que d'altérer certaines parties de la cellule pour connaître la structure des autres; mais il faut cependant rechercher les objets d'étude dans lesquels l'observation à l'état de vie permet de vérifier, dans une certaine mesure, les résultats obtenus. De plus, lorsqu'elle est possible, l'observation d'un phénomène vivant doit être la conclusion désirée de recherches morphologiques qui nous ont montré séparément des stades physiologiques morts et fixés.

Je voudrais aujourd'hui appliquer ce principe aux éléments figurés du sang des Mammifères et à leur disposition dans les vaisseaux. Depuis plus d'un demi-siècle, on s'accorde à considérer les hématies comme des disques déprimés sur leurs faces. Récemment cette notion a subi des critiques énergiques. Certains les ont vues sphériques; d'autres, mieux renseignés, les ont décrites en forme de calotte, de cupule, de cloche. Il pourra paraître curieux qu'on parle encore de la forme des globules rouges. Il arrive quelquefois dans la science qu'on doive sou-

mettre de nouveau à l'observation des conclusions qui paraissaient définitives; il n'y a ni à s'en étonner, ni à le regretter, le travail de vérification pouvant aboutir à la connaissance de faits nouveaux.

J'ai étudié les globules sanguins en les observant dans leur propre milieu, pendant la circulation du sang, qu'on peut suivre au microscope dans l'aile de la Chauve-Souris vivante.

Bizzozero[1] a déjà choisi cet objet d'étude pour démontrer dans le sang la préexistence des plaquettes (hématoblastes, globulins, granulations libres, etc.), fait confirmé peu de temps après par **Laker**[2], dans les mêmes conditions. Mais ces auteurs ne parlent pas de la forme des globules rouges et de leur disposition en piles; ils ne donnent de renseignements que sur les plaquettes. **Weidenreich**[3] conseille comme objet d'étude, en plus du mésentère, l'aile de la Chauve-Souris; toutefois, il ne donne aucune indication au sujet de cette expérience; ses résultats se rapportent à l'observation du mésentère du Lapin.

Mes observations ont porté sur les espèces suivantes : *Vespertilio pipistrellus* Schreber, 1775; *Rhinolophus hipposideros* Bechst. et *Myotis emarginatus* E. Geoffroy, 1806[4]. On aura avantage à

1. G. Bizzozero, *Gazzeta degli Ospedali*, 1884, n° 57, et sur les plaquettes du sang des Mammifères. *Archives italiennes de Biologie*, XVI, 1891, p. 375.

2. G. Laker, Die Blutscheiben sind constante Formelemente des normal circulirenden Säugethierblutes. *Virchow's Archiv*, Bd. 116, 1889, p. 28.

3. Fr. Weidenreich, Die roten Blutkörperchen, I, p. 15. *Ergebnisse der Anatomie und Entwickelungsgeschichte von Merkel und Bonnet*, XIII. Bd. 1903, Wiesbaden, 1904.

4. Je dois la détermination de ces espèces à l'obligeance de M. **Trouessart**, professeur au Muséum d'Histoire naturelle. Un certain nombre des animaux dont je me suis servi avaient été capturés pendant le sommeil hivernal, mais ils se sont réveillés à la chaleur du laboratoire et ils étaient très vigoureux. Plusieurs se sont échappés, et l'un d'eux, mal fixé, au cours même de l'expérience. Je donne ces détails parcequ'on a reproché parfois a ces observations d'avoir été faites sur des animaux en hibernation; ce serait une condition mauvaise, expliquant certains résultats. J'avoue que je ne vois pas comment l'hibernation aurait pu être une cause d'erreurs dans mes observations, celles en particulier qui concernent la forme des hématies et leur disposition en piles. La plupart de mes expériences ont été faites en 1905 et les conclusions en ont été succinctement données dans deux notes. Je les ai répétées, depuis, avec les mêmes résultats. (J. Jolly, Sur la forme des globules rouges des Mammifères. *Société de Biologie*, 18 mars 1905, LVIII, p. 481. — id. Quelques remarques à propos de la forme, de la structure et de la fixation des globules rouges des Mammifères. *Folia hæmatologica*, 1906, III, n° 4, p. 183. Voir aussi : Fr. Weidenreich, Einige Bemerkungen zu dem Aufsatze J. Jolly's über die Form, Struktur und Fixation der roten Blutkörperchen der Säugetiere. *Folia hæmatologica*, III, 1906, n° 5, p. 241.)

choisir un individu de petite taille, aux ailes minces et peu pigmentées. La fixation peut être réalisée facilement sur une planchette de bois maintenue elle-même sur la platine du

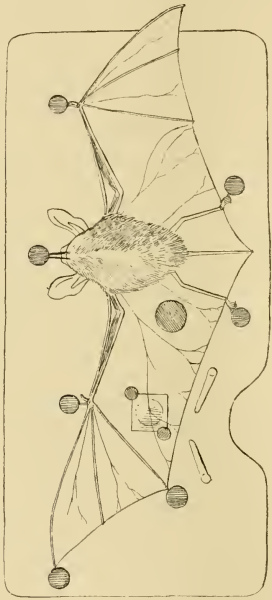


Fig. 1. — Dispositif de l'expérience pour observer la circulation dans l'aile de la Chauve-Souris. Les cercles ombrés figurés à la périphérie représentent des punaises auxquelles est fixé l'animal sur la planchette de bois. Les cercles ombrés qui se trouvent à deux angles opposés de la lamelle représentent deux petits poids de cuivre destinés à la maintenir: un poids plus lourd est placé sur l'aile, près du corps, pour empêcher les vibrations causées par les secousses musculaires de l'aile.

microscope. Des ligatures aux deux pattes, aux pouces, et à l'extrémité d'une aile seront complétées par la fixation de la tête au moyen de quelques fils attachés aux poils, poils du menton et poils du front. Avec un peu de patience, on arrive facilement à immobiliser l'animal. L'observation microscopique est meilleure sur la face ventrale de l'aile; en revanche, il est plus difficile

d'obtenir l'immobilité complète de l'animal en l'attachant sur le dos; c'est pourtant ce que j'ai préféré. On examine l'aile au microscope à un faible grossissement; on choisit un point convenable qu'on recouvre d'une goutte d'eau glycérinée et d'une lamelle de petites dimensions. Pour rendre aussi parfaite que possible l'extension du point de l'aile examiné, et pour empêcher les secousses musculaires, inévitables, de s'y transmettre, on fixera, aux deux bords opposés de la lamelle, de petits poids de cuivre, en ayant bien soin qu'ils ne s'appuient pas sur des vaisseaux, ce qu'il est facile de vérifier.

Les dispositions précédentes ne gênent nullement la circulation; on peut du reste s'en passer, mais elles permettent l'emploi de grossissements plus forts et l'observation est meilleure. La couche épidermique superficielle graisseuse protège complètement les tissus de l'aile du contact de l'eau; la pression de la lamelle est, dans l'espèce, insignifiante.

La présence du pigment et, plus encore peut-être, la réfringence des cellules kératinisées de l'épiderme gênent au premier abord, l'observation. On ne voit, au début, que le courant sanguin, sans y rien distinguer de net. Il faut choisir un réseau capillaire attenant à une grosse veine; il est préférable que la veine soit du côté de la source lumineuse, afin que sa saillie mette le capillaire observé à l'abri de la lumière directe. On remarque que le courant veineux est intermittent, et que, à des intervalles réguliers, certains segments de la veine se contractent et chassent le sang qui s'était accumulé en ce point.

Ces cœurs veineux de l'aile de la Chauve-Souris, vus depuis longtemps par **Warthon Jones**, ont été très bien décrits en 1881 par **Luchsinger**[1]. Dans le réseau capillaire attenant à la veine, on trouvera facilement des points où la circulation est lente, de rapidité inégale, et qui sont favorables à l'observation. Voici les résultats que j'ai obtenus :

1. B. Luchsinger, Von den Venenherzen in der Flughaut der Fledermäuse. *Pflüger's Archiv*, Bd. XXVI, 1881, p. 445.

1° Préexistence des globulins dans le sang.

Pour ce qui concerne les globulins (granulations libres de **Ranvier**, hématoblastes de **Hayem**, plaquettes de **Bizzozero**) je puis confirmer absolument les observations de **Bizzozero** et de **Laker**, qui avaient été mises en doute par quelques auteurs, en particulier par **Löwit**. Quelle que soit du reste la nature de ces éléments, quand bien même ils proviendraient de la désintégration partielle des cellules du sang, il est certain qu'on voit ici, dans les vaisseaux, pendant la circulation, à côté

Fig. 2. — Circulation dans l'aile de la Chauve-Souris. Veinule dans laquelle la circulation est ralentie. Remarquer les piles de globules rouges, la forme des hématies qui terminent les piles, et les groupes de globulins ou plaquettes (Expérience du 25 février 1905).

des hématies et des leucocytes, des éléments qui ne peuvent répondre qu'aux globulins : ce sont de petits corps réfringents, incolores, ayant des dimensions inférieures aux globules rouges, apparaissant le plus souvent allongés en forme de grains de blé, de bâtonnets renflés en leur milieu, mais qui sont peut-être vraiment lenticulaires, comme le veut **Bizzozero**. Ces corpuscules sont relativement nombreux, mais moins nombreux que les hématies. Ils sont souvent groupés, mais, dans ces groupes, chacun d'eux reste parfaitement distinct, je n'ai pas vu la fusion qui se produit si facilement dans le sang frais *in vitro*, et qui est évidemment une altération artificielle. Je n'ai jamais vu à ces éléments une forme étoilée, je n'y ai jamais aperçu de mouvements amiboïdes[1].

1. **Ch. Achard et M. Aynaud** (Sur l'observation directe des hématoblastes dans le plasma sanguin. *C. R. de la Société de Biologie*, 7 décembre 1907, t. LIX, p. 593) observent la préexistence des plaquettes dans le plasma recueilli en pipettes paraffinées et manipulé au contact de la paraffine pour empêcher la

2° Disposition en piles des globules rouges.

La disposition des globules rouges en piles, disposition si facile à voir dans le sang frais, *in vitro*, a été attribuée à des causes diverses. **Welker** avait vu là des phénomènes de tension superficielle. C'est en effet une expérience simple, et qui a été réalisée ingénieusement par **Brunton**[1], que de montrer l'attraction qu'éprouvent les uns pour les autres des corps flottant ou nageant dans un liquide, et la tendance qu'ils ont à s'accoler par leur plus grande face. **Dogiel** avait pensé, cependant, que cette cause, bien que réelle, ne suffisait pas à expliquer la solidité des piles et il avait admis à la surface des globules l'existence d'une couche de fibrine précipitée. **Weber et Suchard** ont démontré, en 1880, l'inexactitude de cette opinion. Ils ont observé, chez le Chien et chez le Cheval, la persistance de l'empilement dans le sang défibriné. Ils ont montré ensuite, par différentes expériences, que la disposition en piles existait dans le sang des vaisseaux : par la fixation du sang au moyen d'une injection d'acide osmique à 2 p. 100 dans un segment de veine jugulaire du Lapin isolé entre deux ligatures, par l'examen du mésentère du Chien examiné aussitôt la mort; enfin et surtout, par l'observation de la circulation dans les vaisseaux du mésentère d'un Chien curarisé[2].

Mes observations confirment absolument les résultats de ces auteurs. La disposition en piles apparaît dans l'intérieur des vaisseaux, pendant la circulation; on peut presque dire que, dans le sang veineux et capillaire, c'est la disposition habituelle des globules rouges. Dans les capillaires, les globules forment

coagulation (centrifugation en tubes paraffinés). Les examens sont faits sur lamelle huilée, en goutte pendante. Les auteurs obtiennent ces résultats avec différentes espèces animales, mais recommandent, comme excellent objet, le sang de l'Ane, peu coagulable, et qui, comme celui du Cheval, sédimente avec rapidité.

1. L. Brunton, Expérience sur l'agglomération des bacilles et la formation de rouleaux par les corpuscules du sang. *XIIIe congrès int. de médecine*, Paris, 1900, *C. R. de la Section de Physiologie*, p. 203.

2. Weber et Suchard, De la disposition en piles qu'affectent les globules rouges du sang. *Archives de Physiologie*, 1880, p. 521.

de longues piles, souvent très solides; lorsqu'une de ces longues piles arrive à buter contre la paroi latérale du vaisseau, par suite d'une courbure de celui-ci, elle affecte alors une marche serpentine, sans se scinder, comme on l'observe dans la figure 3. La pile se brise souvent contre des éperons de bifurca-

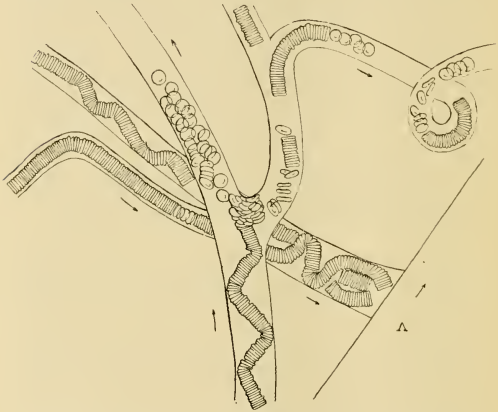


Fig. 3. — Circulation du sang dans l'aile de la Chauve-Souris. Deux groupes de capillaires situés dans des plans différents. Un de ces capillaires aboutit à une veine (V). Les flèches indiquent le sens du courant sanguin. La circulation suit son cours normal et est rapide. Figure synthétique résumant d'après des croquis une observation de trois heures consécutives pendant laquelle la circulation n'a pas été interrompue (Exp. du 10 janvier 1905). La figure donne une bonne idée de la préparation. Remarquer les longues piles qui existent dans les capillaires, le mode de cheminement de la pile lorsqu'elle vient frapper sous un angle aigu la paroi du vaisseau, le brisement des piles contre un éperon vasculaire et leur reconstitution peu après, la forme discoïde des hématies libres.

tion des vaisseaux, éperons sur lesquels viennent s'aplatir les globules; ceux-ci, isolés, ne tardent pas à reformer des piles, que le courant sanguin amène jusque dans les veines. Là, les piles sont brisées en courts tronçons, qui persistent, accolés les uns aux autres, pendant la circulation, pour reformer de longues piles, si le courant se ralentit. Les longues piles ne se voient guère que dans les capillaires étroits et dans les veines où la

circulation est ralentie, mais l'existence de courtes piles, formées de dix ou douze globules, semble constante dans les vaisseaux, quel que soit l'état de la circulation. Il arrive fréquemment que, dans les capillaires, deux longues piles existent côte à côte; si plusieurs capillaires confluent à peu près au même point dans une veine, ces longues piles s'accolent les unes aux autres et peuvent se poursuivre jusque dans la veine.

Dans les artères, la rapidité du courant empêche de distinguer nettement les globules.

La formation des piles dans le sang circulant est facile à observer. Aussi, on peut s'étonner qu'un observateur comme **Fr. Weidenreich** n'ait pu voir le phénomène et ait conclu que les globules rouges n'avaient, dans les vaisseaux vivants, aucune tendance à l'empilement[1].

Cette conclusion, absolument en contradiction avec mes résultats, me porte à penser que l'objet d'étude de **Weidenreich** n'est pas bon. Je crois, en effet, que, au point de vue de la sécurité de l'expérience, le mésentère des petits Mammifères est un objet très inférieur à l'aile de la Chauve-Souris. Mais il faut tenir compte aussi des différences qui existent entre les propriétés du sang des espèces animales expérimentées. Dans le sang frais, *in vitro*, les piles se forment avec facilité chez l'Homme, le Chien, le Cheval, etc.; elles se forment beaucoup plus difficilement chez d'autres espèces : le Lapin, le Cobaye, le Rat, la Chèvre, etc. **Weber et Suchard** avaient déjà remarqué le fait pour le sang défibriné et l'attribuaient aux différences de vulnérabilité des globules. La tendance moindre des hématies du Lapin à la formation des piles explique peut-être en grande partie les conclusions de **Weidenreich**. Il est évident que, pour espérer voir dans les vaisseaux vivants l'accolement des hématies en piles, il faut choisir un objet où le phénomène soit perceptible nettement dans le sang retiré des vaisseaux.

Dans un travail ultérieur, **Weidenreich**[2] est encore revenu

1. Fr. Weidenreich, Studien über das Blut und die blutbildenden und zerstörenden Organe. *Archiv. f. mikr. Anatomie*, Bd. LXI, 1902, p. 459, 467.
2. Fr. Weidenreich, Ueber die Form der Säugerythrocyten und die formbestimmenden Ursachen. *Folia hæmatologica*, 1905, II, n° 2, p. 95.

sur la question des piles. Il rejette l'opinion de **Heidenhain**[1] qui, à la suite de **Welker**, a recherché dans les phénomènes de tension superficielle l'explication des piles. **Weidenreich** fait appel encore à la viscosité des globules[2] et compare le phénomène à l'agglutination. La cause de l'agglutination n'étant pas encore connue, la comparaison n'avance pas beaucoup la question : ou elle veut dire qu'il s'agit d'une altération, d'une sorte de phénomène pathologique, et c'est contraire à la réalité des faits, puisque le phénomène est déjà intravasculaire ; ou cette comparaison tend à nous éloigner d'une explication physique. Ce ne serait pas là une conclusion heureuse, puisque les recherches les plus récentes semblent conduire les physiologistes vers une interprétation physique des phénomènes d'agglutination. Le fait important pour nous, c'est que le phénomène se voit dans les vaisseaux vivants pendant la circulation du sang; il est donc bien vraisemblable que c'est l'explication purement physique de **Welcker** qui est la vraie.

3° Forme des globules rouges.

Dans les piles, les lignes de séparation des globules rouges sont des lignes transversales par rapport à l'axe de la pile. On

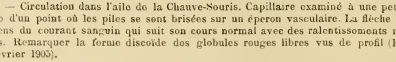


Fig. 1. — Circulation dans l'aile de la Chauve-Souris. Capillaire examiné à une petite distance d'un point où les piles se sont brisées sur un éperon vasculaire. La flèche indique le sens du courant sanguin qui suit son cours normal avec des ralentissements momentanés. Remarquer la forme discoïde des globules rouges libres vus de profil (Exp. du 25 février 1905).

n'a nullement l'aspect de corps concaves-convexes emboités les uns dans les autres, mais celui de disques accolés. Ce qui est plus démonstratif, c'est que, dans les piles courtes et libres,

1. M. Heidenhain, Ueber die Oberflächen Kräfte als Ursache der sogen. « Geldrollenform » der roten Blutkörperchen und vorwandter Erscheinungen. *Folia hæmatologica*, 1904, n° 8, p. 461.

2. **Dogiel** admettait qu'entre les globules existait une substance visqueuse, adhésive, qui les accolerait les uns aux autres et qui serait la librine (Dogiel,

les globules terminaux sont discoïdes et très légèrement excavés. On observe quelquefois, il est vrai, soit à l'extrémité ou sur le côté d'une pile, soit isolé, un globule en forme de cupule. Cet aspect semble toutefois exceptionnel. Enfin, et c'est le fait le plus important, les globules libres vus de champ apparaissent presque tous avec la forme discoïde classique, légèrement déprimée sur les deux faces comme le montrent les figures.

Fig. 5. — Chat nouveau-né. Mésentère fixé immédiatement après la décapitation par un mélange chromo-osmique. Remarquer la disposition des globules rouges dans une courte pile.

Les anciens auteurs représentaient les globules rouges, dans les piles, avec une forme géométrique et une apparence rigide, la dépression de l'un s'opposant à la dépression du suivant; il en résultait dans les images, un petit trou entre deux globules consécutifs. **Weidenreich** a déjà critiqué avec raison cette manière de figurer les piles. Les observations faites sur le sang circulant montrent à quel point les hématies sont des corps malléables et élastiques. Dans les piles, ces corps ne sont pas rigides, mais se modèlent les uns sur les autres; la pression s'exerçant sur le bourrelet périphérique, la dépression tend à s'atténuer. La disposition des globules dans les piles est assez bien représentée dans la figure 6, qui montre des globules rouges dans le sang frais de l'Homme conservé *in vitro*; les hématies ont été dessinées à la chambre claire, à un fort grossissement.

Puisque les hématies s'accollent par leur bourrelet périphérique, les petits trous figurés par les anciens auteurs entre les globules ne peuvent se voir que sur une coupe optique. En fait, on pourra quelquefois se rendre compte de la disposition suivante : en mettant au point à la surface de la pile, les globules sont accolés, aucun interstice ne les sépare;

Ueber die Ursache der Geldrollenbildung im Blute des Menschen und der Thiere. *Archiv f. An. u. Phys. Physiologische Abtheilung*, 1879, p. 222). Cette opinion a été parfaitement réfutée par **Weber et Suchard**.

en mettant au point plus profondément, dans l'épaisseur de la pile, on aperçoit l'interstice laissé libre entre deux dépressions contiguës.

J'ai cherché à obtenir des préparations des vaisseaux de l'aile fixés pendant la circulation. Après avoir observé la circulation en un point favorable, j'ai fixé *in situ* cette partie de l'aile en la recouvrant d'une solution d'acide osmique à 1 p. 100. J'ai laissé les choses en place pendant plusieurs heures, la

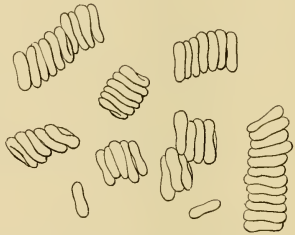


Fig. 6. — Hommo de vingt-quatre ans. Sang frais observé *in vitro*. Disposition des globules rouges dans les piles. Les hématies ne sont pas des disques rigides, mais se modèlent les unes sur les autres.

circulation suivant son cours, et après m'être assuré par l'observation au microscope que le réactif avait pénétré dans les vaisseaux, j'ai découpé cette partie de l'aile, je l'ai fixée sur un liège avec des épingles et je l'ai plongée pendant vingt-quatre heures dans un mélange d'une solution d'acide osmique à 1 p. 100 et d'une solution d'acide chromique à 1 p. 100. J'ai obtenu ainsi, fixées *in situ*, des piles des globules rouges et des granulations libres dans les vaisseaux. Comme le montre la figure 7, les globules rouges terminaux sont convexes, il s'agit d'une modification secondaire due à la solution d'acide osmique. Dans l'artère, les globules sont allongés dans le sens du courant et dirigés à angle aigu vers l'axe du vaisseau.

Je persiste donc à croire que la forme normale des globules rouges des Mammifères, la *forme d'équilibre*, est la forme discoïde, suivant la notion classique; c'est celle qu'on observe

avec la plus grande netteté dans le sang circulant de l'aile de la Chauve-Souris. Ces éléments, dont la plasticité est très grande, peuvent quelquefois se présenter comme des cupules plus ou moins excavées, dans le sang frais et dans le sang circulant. C'est là une altération très légère et qui n'est pas définitive : un globule en cupule peut reprendre facilement l'aspect discoïde. Cette modification peut en général être considérée comme l'ébauche d'un gonflement et on peut en donner, à titre d'hypothèse, bien entendu, l'explication suivante :

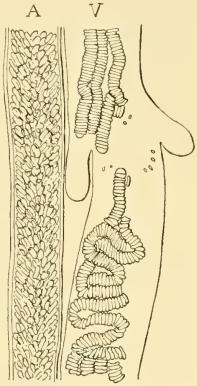


Fig. 7. — Aile de Chauve-Souris. Fixation *in situ* pendant la circulation du sang par l'acide osmique, puis par un mélange chromo osmique. A. artériole; V, veinule. Remarquer la disposition différente du sang dans les deux vaisseaux. Dans la veine, les globules rouges forment des piles, dans l'artère ils sont allongés dans le sens du courant, et dirigés à angle aigu vers l'axe du vaisseau comme les barbes d'une plume. 500/1 (Expérience du 25 février 1905).

Des raisons physiologiques, et aussi des faits de structure observés au microscope, nous permettent d'admettre, à la limite du discoplasma, une membrane élastique[1]. Qu'on suppose une hydratation (ou une déshydratation) même légère de cette membrane, mais une hydratation inégale, qui rende la membrane plus courte sur l'une des faces, et le globule discoïde prendra l'aspect d'une cupule. Il n'y a donc pas entre les deux formes une différence considérable, et la transformation de l'une dans l'autre peut se faire dans le sang circulant, comme je crois l'avoir vu, mais je tiens cependant la forme discoïde pour l'aspect habituel, pour la forme d'équilibre.

1. **Meves** (Zur Structur der roten Blutkörperchen bei Amphibien und Säugethieren. *An. Anzeiger*, Bd. XXIII, 1903, p. 212) a montré, dans les globules rouges des Batraciens, l'existence d'une bordure striée périphérique composée de filaments enroulés autour du disque comme un écheveau. Cet appareil filamenteux n'est pas une membrane, mais une sorte de cadre elliptique sur lequel est tendue la substance du disque. L'existence de cette strie bordante explique, d'après les

Quelques auteurs ont soutenu l'existence, dans le sang même, de globules rouges de forme sphérique. Il n'est pas absolument impossible qu'on signale un jour un Mammifère dont les globules présenteraient cette forme; toutefois, jusqu'ici, étant donnés les objets d'étude utilisés, cette affirmation repose certainement sur des erreurs d'observation. Dans le sang frais de l'Homme et des Mammifères que nous avons à notre disposition, cet aspect est absolument exceptionnel. Dans les vaisseaux de la Chauve-Souris, pendant la vie, je ne l'ai jamais vu une seule fois; c'est donc le résultat d'une altération; ces globules sphériques n'appartiennet pas au sang normal.

4° Disposition des leucocytes dans les vaisseaux.

La disposition qu'affectent les globules blancs dans les vaisseaux, pendant la circulation, a été souvent étudiée chez les

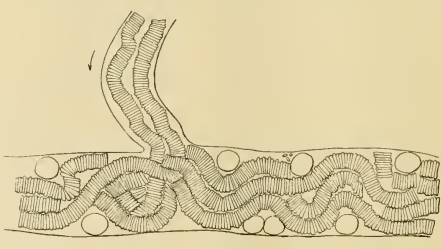


Fig. 8. — Circulation dans l'aile de la Chauve-Souris. Veinule dans laquelle la circulation est très ralentie et qui reçoit un capillaire. Disposition des piles. Margination des leucocytes.

Batraciens, mais peu chez les Mammifères. L'observation est en effet, beaucoup plus facile chez les Poïkilothermes. Dans les vais-

intéressantes expériences de **Meves**, les principales modifications de forme de ces éléments. Dans les globules rouges des Mammifères, **Meves** n'a pu mettre en évidence un semblable appareil, mais il admet l'existence d'une sorte de membrane. Cette membrane, d'après ses observations, ne serait pas absolument superficielle, mais elle serait située un peu en dedans de la surface des hématies et elle serait percée d'un grand nombre de pores.

seaux de l'aile de la Chauve-Souris, on peut observer nettement la margination des leucocytes. La margination s'exagère régulièrement avec le ralentissement de la circulation, et enfin, dans les capillaires et les veines où le courant est momentanément arrêté ou simplement ralenti, on voit les globules blancs s'accumuler et former des amas qui peuvent être considérables. Ce fait, chez la Grenouille, avait été parfaitement démontré par l'expérience suivante de **Ranvier** :

« Chez une Grenouille attachée sur le dos..., on pratique à la paroi abdominale une incision entre les lèvres de laquelle le

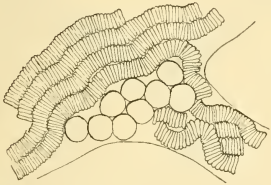


Fig. 9. — Circulation dans l'aile de la Chauve-Souris. Veinule recevant un capillaire. Dessin fait à un moment où la circulation est arrêtée. Accumulation des leucocytes.

poumon vient faire hernie; à la base de ce poumon, on place une ligature assez lâche; puis il est rentré dans le corps de l'animal. Au bout de huit à dix minutes, les deux poumons sont enlevés et placés pendant quelques heures dans une solution concentrée d'acide picrique; ensuite, ils sont fendus longitudinalement, étalés sous l'eau, puis étendus par fragments sur une lame de verre dans de la glycérine. Dans les capillaires du poumon qui n'avait pas été ligaturé, les globules blancs sont très rares, tandis que dans le poumon ligaturé, ils sont nombreux [1]. » Ces faits expliquent les irrégularités qu'on peut trouver dans le nombre des globules blancs du sang veineux et du sang des capillaires. Ils expliquent, à notre avis, pour une grande part, l'abaissement momentané du nombre des leucocytes qui succède brusquement à l'injection intra-veineuse de

1. Ranvier, *Traité technique d'histologie*, 2e éd., 1889, p. 174.

certaines substances. Les recherches de **Delezenne** tendent à nous montrer qu'il se produit aussi, avec les injections de peptone, par exemple, des destructions de leucocytes. Je crois qu'avant tout, il faut tenir compte de l'accumulation des globules blancs dans les territoires vasculaires où la circulation est

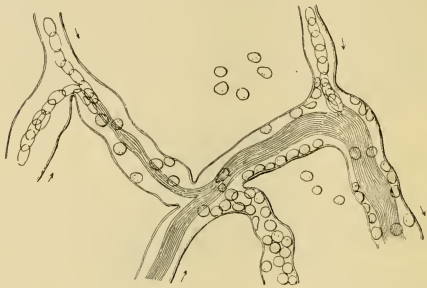


Fig. 10. — Circulation dans le mésentère de la Grenouille curarisée (*Rana temporaria*). Dessin fait pendant que la circulation suit son cours, trois heures après le début de l'expérience. Margination des leucocytes. Leucocytes accumulés dans un capillaire où le courant ne passe pas. Le courant axial formé par les globules rouges est figuré par des stries parallèles; c'est en effet ainsi qu'il apparaît lorsque la circulation est normale et rapide (Expérience du 31 octobre 1907).

ralentie, d'autant plus que les substances injectées ont le plus souvent une action vaso-motrice manifeste [1]. Le fait est encore plus facile à observer dans le mésentère de la Grenouille cura-

1. J'ai insisté sur ces phénomènes dans mon rapport sur la leucocytose au congrès de Paris, 1900 (J. Jolly, Les globules blancs dans les états morbides, la leucocytose. *XIIIe congrès int. de médecine*, Paris, 1900, section d'Anatomie pathologique, C. R., p. 266), pour expliquer l'abaissement brusque des leucocytes qui précède certaines leucocytoses expérimentales. Depuis, d'intéressantes expériences de **Camus et Pagniez** viennent appuyer avec précision cette manière de voir. Ces auteurs montrent, en effet, que chez le Chien et le Lapin, on observe, après excitation du pneumogastrique et du nerf dépresseur (chez le Lapin) une chute brusque du nombre des leucocytes, chute considérable et contemporaine de la baisse de pression que provoquent ces excitations. Dans ces expériences, la pression artérielle était mesurée directement dans la carotide avec le manomètre de François-Franck. Cette leucopénie ne s'accompagne pas de modifications appréciables du nombre des globules rouges. (J. Camus et Ph. Pagniez, Relations entre les variations de la pression artérielle et la teneur du sang en leucocytes et en hématies. *Société de Biologie*, 25 janvier 1908, t. LXIV, n° 3, p. 120.)

risée. On y voit, des capillaires où le sang ne circule pas, entièrement bourrés de leucocytes; quand les groupes de leucocytes arrivent dans les veines, ils peuvent s'y réunir et y former momentanément des amas considérables[1].

1. Pendant l'impression de ce travail, au cours d'une conversation, à la réunion de l'Association des anatomistes à Nancy, M. **Meves** m'a dit qu'il avait observé la circulation du sang chez la Chauve-Souris, et que, comme moi, il avait reconnu la forme discoïde des globules rouges.

ÉTUDES SUR L'OVAIRE DU COBAYE

SUR UN CORPS JAUNE KYSTIQUE

FORMÉ AUX DÉPENS D'UN OVISAC NON DÉHISCÉ

Par P. MULON,

Agrégé à la Faculté de médecine de Paris.

PLANCHE IV

Dans une note préliminaire présentée à la Société de Biologie (6 juin 1908) j'ai donné une description sommaire d'une formation kystique trouvée dans un ovaire de Cobaye. J'ai interprété cette formation comme un corps jaune exclusivement formé par la théca d'un ovisac non déhiscé.

Je voudrais ici reprendre ce fait, rectifier ma première interprétation en ce qu'elle avait de trop absolu et appuyer ma démonstration sur des figures et par des rapprochements avec les processus de la formation normale des corps jaunes ou de l'atrésie normale des follicules.

La femelle de Cobaye qui a fourni ce matériel d'étude avait mis bas trois semaines avant la prise des pièces et n'avait plus été fécondée ni au moment de la mise bas ni depuis. La portée était de trois petits.

Les deux ovaires furent débités en série : le gauche contenait deux corps jaunes; le droit, deux corps jaunes et la formation kystique.

A. — Corps jaunes contenus dans les deux ovaires.

Avant d'aborder la description de la formation kystique nous étudierons en détail les quatre corps jaunes contenus dans ces

Fig. 1. — Coupe de l'ovaire droit d'un Cobaye: dans la partie inférieure la formation kystique.

deux ovaires. Ils appartiennent à deux types très différents ;

Trois, dont deux dans l'ovaire gauche et un dans l'ovaire droit, sont, à première vue, très riches en graisse sur coupes par congélation, très clairs (Fig. 1, *a* sur coupes à la paraffine.

Un situé dans l'ovaire droit (Fig. 1, *b*) est au contraire sombre

sur coupes à la paraffine[1] et très pauvre en graisse sur coupes par congélation.

Age des corps jaunes. — On peut avec certitude fixer un âge à ces corps jaunes en s'appuyant sur leur *nombre* et sur leur *aspect* même superficiel.

1° Le corps jaune sombre de l'ovaire droit, *unique* par son aspect, ne peut correspondre à la grossesse *triple* ayant pris fin trois semaines auparavant. En second lieu, quoique l'on ne connaisse pas encore précisément la régression des corps jaunes chez le Cobaye, on sait de façon générale qu'un corps jaune en régression est très riche en graisse. Le corps jaune sombre n'étant pas dans ce cas ne saurait être en régression. Il ne peut dès lors provenir que d'un ovisac s'étant rompu depuis la dernière mise bas : il a au maximum trois semaines.

2° Les *trois* corps jaunes clairs, par leur nombre, se trouvent correspondre à la dernière gestation qui fut précisément de trois petits. Leur richesse en graisse cadre avec les notions que l'on possède sur l'état des corps jaunes en régression. Ces trois corps jaunes clairs ont donc deux mois (durée de la gestation chez le Cobaye) plus trois semaines : ils sont en régression. C'est par ces trois corps jaunes que nous commencerons la description.

I. *Corps jaunes en régression* (deux mois et trois semaines).

Ces trois corps jaunes mesurent environ 1120 μ de diamètre et sont à peu près sphériques. Ils sont tous trois identiquement constitués par des cellules contenant en extrême abondance une graisse naturellement colorée en jaune. Cette graisse est tellement abondante que sur des coupes faites par congélation, colorées au Scarlach et à l'hématéine, les noyaux des cellules sont très souvent masqués. Cette graisse se colore en noir, directement par l'acide osmique et résiste à l'essence de térébenthine après la fixation osmiée.

1. Coloration par hématoxyline au fer, éosine, vert lumière, selon Prenant.

Sur des coupes fines, ce qui frappe d'abord, c'est la grande irrégularité dans la taille des cellules, dans leur répartition, dans l'aspect et la disposition des noyaux.

On trouve des cellules de 25 μ et plus, à côté d'autres qui ne mesurent que 10 μ. En certains points, le corps de plusieurs cellules a dû se fusionner, de telle sorte que l'on a sous les yeux une étendue de protoplasma aréolaire de 40 à 60 μ de large (Fig. 2) sans noyau, ceux-ci étant rejetés à la périphérie de cet espace.

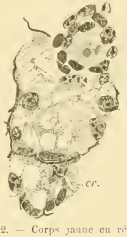


Fig. 2. — Corps jaune en régression. Obj. apochrom. imm. homog. 2 mm. Oc. c. 4. Gr. : 750. Les cellules qui constituent ce corps jaune sont extrêmement spongieuses : dans chaque alvéole est contenue une goutte de graisse pigmentée. Certaines présentent des vides allongés où étaient logés à l'état frais des cristaux lamelleux incolores *cr*. Les noyaux des cellules sont réfugiés à la périphérie des masses indivisées de cytoplasma formées par la coalescence des cellules entre elles. Dans le haut, un vaisseau.

Le *corps* des cellules est constitué par des trabécules d'un cytoplasma finement granuleux délimitant des mailles arrondies. Les travées sont toujours très minces; nulle part elles ne sont assez larges pour pouvoir contenir une de ces enclaves sidérophiles en filament ou en peloton, caractéristiques des corps jaunes en activité chez le Cobaye[1]. Les mailles délimitées, arrondies, sont de tailles fort variables : on en trouve de 10 μ de diamètre; il en est de 2 μ (Fig. 3). Il coexiste généralement dans une seule cellule des mailles de tailles très dissemblables; mais on peut trouver des cellules où toutes les mailles (en ce cas petites) sont régulièrement calibrées. C'est dans ces mailles qu'étaient contenues les gouttes de graisse si nombreuses que le Scarlach et l'acide osmique coloraient. La graisse dissoute, les cellules se montrent très pauvres en protoplasma, tout comme les cellules sébacées; elles retiennent peu les colorants et ne constituent pas un tissu qui fasse obstacle à la lumière. Les corps jaunes qu'elles forment paraissent clairs. On trouve en outre dans le cytoplasma des vides allongés, en forme de navette (Fig. 2, *cr*). La significa-

1. Au sujet de ces enclaves, voir *C. R. Soc. de Biologie.*

tion de ces vides nous a été récemment donnée par l'examen d'un corps jaune menstruel de Femme, quinze jours après les règles. Ce corps jaune, exclusivement formé de cellules très riches en graisse, contenait certaines cellules présentant de ces vides allongés. Or, sur la pièce fixée au Bouin, mais non incluse, ces cellules, dissociées, montraient à leur intérieur des cristaux biréfringents, aciculaires, incolores, et solubles dans l'alcool à 95°. Je pense que ce sont-là des cristaux d'acides gras.

Fig. 3. — Cellules du centre du corps jaune en régression, noyées en quelque sorte dans une gangue collagène, noir foncé sur la figure. Obj. apochrom. imm. homog. 2 mm. Oc. c. 4. Gr. : 750.

Les *noyaux* de toutes ces cellules sont, eux aussi, très irréguliers. Les uns, arrondis, d'aspect normal, mesurent 8 μ environ, les autres, en majorité, plissés, aplatis, déformés, étranglés, présentent toutes sortes de tailles. Certains enfin sont picnotiques (Pl. IV, fig. 1). Tantôt ces noyaux semblent jetés au hasard sur une étendue plus ou moins grande de cytoplasma aréolaire, où ne se voit aucune limite cellulaire bien distincte; tantôt enfin 3, 4, 5 noyaux déformés et petits sont tassés les uns contre les autres, soit au milieu d'une grande plage de cytoplasma, soit, au contraire, dans des espaces étroits resserrés entre des tractus conjonctifs.

Il existe dans la masse du corps jaune un TISSU CONJONCTIF TRÈS ABONDANT, sous forme de lames collagènes minces qui cheminent entre les cellules, les enveloppant parfois individuellement, circonscrivant ailleurs des cordons plus ou moins larges et réguliers. Ces lames collagènes représentent une sorte d'hypertrophie du riche réseau collagène du corps jaune normal. Au centre du corps jaune l'importance de ce tissu collagène intercellulaire s'exagère[1] : en certains points il forme même entre les cellules des travées assez larges pour que les cellules paraissent enclavées dans une sorte de substance fondamentale fibrillaire (Fig. 3 et

1. Le centre à proprement parler du corps jaune est occupé par une masse fibreuse avec grosses veines, selon la notion classique.

Pl. IV, fig. 1). Le long de ces travées sont appliquées des cellules conjonctives allongées, anastomosées largement entre elles et dans le cytoplasma desquelles on remarque des filaments sidérophiles (Pl. IV, fig. 1).

Fait qui ne s'observe pas dans le corps jaune en pleine activité, *le squelette collagène est ici renforcé par des* FIBRES ÉLASTIQUES; celles-ci, tout particulièrement nombreuses au pourtour du corps jaune où elles forment en certains points un réseau assez dense. Quelques-unes s'insinuent entre les cellules, à l'intérieur même du parenchyme. Enfin il s'en trouve en grande quantité au pourtour des plus gros vaisseaux où, par leur nombre, elles arrivent à former une véritable tunique.

Les *vaisseaux* de ces corps jaunes sont d'ailleurs RARES. Plus de trace de ce riche réseau capillaire circulant à même la masse épithéliale du corps jaune pendant la gestation. De ci, de là, seulement, un rare vaisseau, petite veinule, reconnaissable à ce signe particulier, qu'elle est entourée d'un grand nombre de noyaux (Fig. 2) tassés immédiatement autour de sa lumière. Ces noyaux semblent appartenir à des cellules conjonctives (Fig. 2).

Nous pouvons, pour résumer, comparer ce corps jaune, trois semaines après la mise bas, à ceux que l'on observe en pleine gestation[1] chez le Cobaye.

Nous trouverons :

1° Que chaque cellule a été envahie par une graisse pigmentée, aux dépens de son cytoplasma banal et surtout *sidérophile*[2];

2° Que les noyaux ne sont plus en « turgor ».

Aussi je déduis d'abord que ces éléments glandulaires ne présentent plus de signes d'une activité spécifique.

En second lieu :

1° Les cellules contiennent leur graisse sous forme de masses plus volumineuses et les échanges entre cette graisse et le milieu extérieur à la cellule en sont rendus plus difficiles;

2° Le réseau capillaire a disparu presque complètement;

1. *C. R. Soc. de Biologie*, 1907.

2. Ce protoplasma sidérophile est tout à fait analogue à celui des cellules corticales de la surrénale du Cobaye. Il rentre dans la catégorie des ergastoplasmas, car c'est à son niveau que, du moins pour la surrénale, se passe, pour moi, un des actes les plus importants de la fonction des cellules.

3° Les vaisseaux qui restent sont entourés de parois épaisses et plus complexes;

4° Le squelette conjonctif s'est hypertrophié.

Ces quatre faits ont comme conséquence que *trois semaines après la mise bas le corps jaune est devenu une masse plus ou moins compacte de graisse pigmentée et de tissu conjonctif, presque isolée du courant sanguin* et par suite *des échanges.*

II. — *Corps jaune jeune* (moins de trois semaines).
Sans gestation.

Les cellules qui le constituent sont mal délimitées et il est difficile de leur assigner une forme nette lorsqu'elles ne sont pas séparées par une travée collagène. Les éléments que l'on peut mesurer varient entre 16 et 30 μ.

Les noyaux de ces cellules possèdent presque tous une forme régulière, arrondie ou elliptique. La membrane nucléaire, tendue, sans replis, enserre un nucléoplasma clair, coloré en rose où se trouvent disséminées des granulations chromatiniennes, plus ou moins volumineuses, et un gros nucléole sphérique. Les noyaux, en « turgor » ont de 8 à 12 μ; la majorité d'entre eux, sphériques, ont 10 μ.

Le corps protoplasmique (Pl. IV, fig. 2) est d'aspect complexe. Il est constitué par un cytoplasma granuleux, teinté en gris rose. Condensé autour du noyau, ce cytoplasma délimite au contraire des aréoles, des lacunes, à la périphérie de la cellule. Les aréoles, régulièrement circulaires, rares d'ailleurs, contenaient à l'état frais de la graisse. Les lacunes, irrégulières, sont dues à une rétraction du cytoplasma particulièrement fluide et difficile à fixer sur les bords de la cellule (Cf. *C. R. Soc. Biologie*, 1907); entre ces lacunes, le cytoplasma forme des dentelures, des travées plus ou moins irrégulières, parfois vaguement concentriques, les unes par rapport aux autres (Pl. IV, fig. 2). Contrairement à ce que l'on observe dans d'autres corps jaunes plus avancés ou dans des corps jaunes de gestation, ces filaments, ces figures de rétraction ne sont que rarement et très légèrement sidérophiles.

Telles quelles, ces cellules forment une masse assez compacte, parcourue par de faibles travées collagènes et par de nombreux capillaires. Les cellules allongées qui forment la paroi de ces vaisseaux sont épaisses de 4 à 6 μ, leur noyau est en général fortement coloré. Parmi ces derniers on rencontre de nombreuses figures de karyokinèse.

Le pourtour immédiat du corps jaune est formé par 3 ou 4 couches d'éléments conjonctifs fuselés de 20 à 24 μ de longueur, très pâles, allongés parallèlement au pourtour du corps jaune. Dans le cytoplasma de ces cellules courent de nombreuses fibrilles sidérophiles. Les cellules conjonctives sont parfois disposées en deux plans où elles présentent des directions perpendiculaires.

Au centre de ce corps jaune jeune se trouve un noyau de tissu conjonctif d'aspect muqueux, très spécial par certains de ses détails de structure.

Il est essentiellement constitué par un *réticulum cellulaire*, c'est-à-dire par des cellules anastomosées au moyen de prolongements plus ou moins longs, fins et ramifiés. On peut donc y distinguer un *réticulum fondamental* et des *cellules*.

Le réticulum est formé par des travées colorées en vert par la méthode de Prenant, travées qui continuent les prolongements cytoplasmiques des cellules.

Les cellules appartiennent à un certain nombre de types.

a) *Cellules conjonctives fuselées* : les plus nombreuses. Ce sont de longues cellules étirées, à 2 ou 3 pôles. Leur cytoplasma est gris-rosé, finement granuleux : il contient presque constamment une ou plusieurs fibrilles élémentaires, sidérophiles à trajet plus ou moins rectiligne ou sinueux. Ces fibrilles épaisses de 1/2 μ environ s'engagent dans les prolongements des cellules et disparaissent dans le réticulum. Les cellules fuselées sont beaucoup plus nombreuses au centre du noyau conjonctif.

b) *Cellules en histolyse partielle* : celles-ci sont au contraire plus nombreuses vers la périphérie du noyau conjonctif. Ce sont des cellules à lutéine, riches en protoplasma, semblables aux cellules à lutéine qui forment tout le corps jaune mais présentant un caractère très particulier : toute leur zone périphé-

rique se fragmente en petites masses protoplasmiques irrégulières, spumeuses, pâles. Ces petites masses peuvent n'être rattachées au corps cellulaire condensé autour du noyau que par de fins tractus granuleux, ou même peuvent en être complètement séparées. La partie centrale de la cellule est souvent entourée par une ligne verte (méthode de Prenant) (Pl. IV, fig. 3), de cette ligne verte partent d'autres lignes de même couleur, cellulifuges. Celles-ci forment d'abord un petit réseau à la périphérie de la cellule : dans les mailles de ce réseau se trouvent enserrés les fragments protoplasmiques plus ou moins séparés du corps cellulaire périnucléaire. Les travées de ce petit réseau intracellulaire se continuent en dehors avec le réticulum fondamental, intercellulaire (Pl. IV, fig. 3).

On a ainsi l'impression que CERTAINES DES CELLULES A LUTÉINE PERDENT LA PORTION PÉRIPHÉRIQUE DE LEUR CORPS CELLULAIRE par une sorte d'histolyse, de fonte vacuolaire, tandis qu'en même temps, dans cette zone histolysée, se forme un réseau collagène. Celui-ci d'abord endocellulaire devient extracellulaire et se trouve incorporé au réticulum fondamental lorsqu'a disparu le protoplasma périphérique de la cellule où il a pris naissance. La cellule de son côté a diminué et souvent aussi s'est légèrement étirée. Certaines enfin de ces cellules présentent dans la partie centrale, résiduelle, de leur corps une ou parfois plusieurs fibrilles sidérophiles semblables à celles que l'on trouve dans les grandes cellules conjonctives fuselées.

Après avoir observé avec soin ces différents types de cellules, il m'a paru évident que LE RÉTICULUM FONDAMENTAL DU TISSU CONJONCTIF JEUNE FORMANT LE NOYAU DU CORPS JAUNE PROVENAIT, EN PARTIE, DE LA RÉGRESSION DES CELLULES A LUTÉINE LES PLUS CENTRALES ET QUE CES MÊMES CELLULES SE TRANSFORMAIENT EN ÉLÉMENTS CONJONCTIFS ALLONGÉS.

On peut, à première vue, trouver très surprenant qu'un *épithélium glandulaire* régresse, par métaplasie, au rang de tissu conjonctif.

L'explication du fait me paraît simple, même dans le cas qui nous occupera, plus loin, alors que l'origine de ces cellules à lutéine les plus internes paraîtra douteuse.

Si, en effet, ces cellules à lutéine proviennent des cellules interstitielles de la théca, rien n'est plus naturel, puisqu'elles sont alors de nature conjonctive, qu'elles puissent retourner à leur condition primordiale.

Si, au contraire, ces cellules à lutéine proviennent de la granulosa, ce serait à mes yeux, un nouveau cas, dans lequel, chez le Cobaye, cet « épithélium » serait capable de se transformer en tissu conjonctif (Cf. *C. R. Association des Anatomistes,* 1908, Supp. à la Bibliographie Anatomique). On peut déjà relever dans la littérature des exemples de ce pouvoir de la granulosa.

Antérieurement à ma communication, **Henneguy** (*Journal de l'Anatomie*, 1894) écrit : « Les ovaires d'une jeune Chatte de quatre mois m'ont offert plusieurs exemples de dégénérescence graisseuse de l'ovule et d'atrésie du follicule par transformation des cellules de la granulosa en éléments du tissu conjonctif ».

Tout récemment, **Ancel et Bouin** (*C. R. Soc. de Biologie*, t. LXV, n° 27) ont observé que chez la Chienne les couches les plus internes de la granulosa, qui bordent la cavité du follicule, sont capables, au moment où va se former un corps jaune, d'élaborer une membrane tout à fait semblable à la membrane propre et « possédant tous les caractères morphologiques et les réactions histochimiques du tissu conjonctif ».

Tous ces faits observés chez des espèces différentes me portent à croire que la possibilité pour la granulosa de faire du tissu conjonctif est un phénomène général, dû à l'essence même de la cellule granulosique. Nous en verrons plus loin un exemple encore plus typique.

c) *Cellules en chromatolyse et en voie de division.* — Dans le noyau conjonctif central du corps jaune jeune s'observent encore, côte à côte, deux processus tout à fait inverses : des chromatolyses et des karyokinèses. La coexistence de ces signes de dégénérescence et de prolifération ou d'organisation semble être habituelle au niveau de l'épithélium folliculaire. J'ai déjà fait remarquer qu'on l'observe dans les granulosas en voie de disparition atrésique.

Nous connaissons maintenant la structure de tous les corps jaunes contenus dans les deux ovaires qui nous occupent :

Trois corps jaunes clairs (sur coupes à la paraffine), dont le nombre correspond à celui des petits de la dernière portée, sont constitués par des cellules bourrées de graisse pigmentée. Tout semble indiquer qu'ils s'isolent de la circulation.

Un corps jaune, sombre, est au contraire constitué par des cellules riches en protoplasma, à noyaux turgescents; il est très vascularisé par des capillaires jeunes, en voie de formation; il possède un centre conjonctif jeune, qui s'élabore. C'est un corps jaune jeune actif, en voie d'évolution.

B. — Formation kystique.

§ 1er. *Description.* — Munis de ces données nous pouvons aborder l'étude de la formation kystique et en interpréter la nature. Cette formation siège à la fois dans la zone corticale et dans la zone médullaire de l'ovaire droit. Elle est légèrement ovoïde et mesure 1 840 μ sur 1 520 μ. Elle comporte *une paroi* et un *contenu*.

La *paroi* peut se diviser en deux couches : externe et interne (Fig. 4).

1° **Couche externe.** — Elle est constituée par un tissu formé de grosses cellules irrégulièrement polygonales, à limites peu nettes. Ces cellules forment une masse que traversent de nombreux capillaires sanguins souvent très larges.

Examiné de près, ce tissu se montre exactement semblable au tissu du corps jaune jeune décrit plus haut. Mêmes éléments cellulaires riches en protoplasma, à noyau régulier et gonflé d'un suc clair, avec gros nucléole; dans chaque cellule, même cytoplasma d'aspect si spécial avec ses figures de rétraction, parfois assez nettement sidérophiles, avec ses petites alvéoles.

Cette couche de cellules à lutéine est épaisse de 240 μ en moyenne. Elle est, comme nous le verrons, doublée en dedans par une couche de tissu conjonctif jeune, sur toute son étendue,

PHARMACY OF ANATOMICALE

sauf en un point (Fig. 4, *b*) où elle semble porter un bourgeon de cellules qui fait saillie à l'intérieur de la cavité du kyste.

Ce bourgeon doit être tout spécialement considéré. On s'aper-

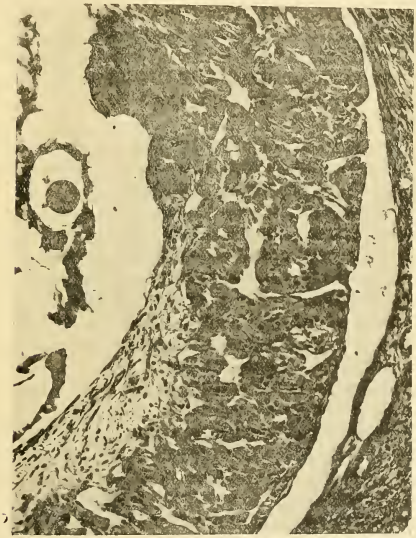


Fig. 4. — Corps jaune kystique. Portion montrant la puissante couche de cellules à lutéine (cell. sombres), richement vascularisée; à gauche et faisant saillie dans la cavité, le bourgeon, compact, sans vaisseaux (p. 121); à droite, bordant la cavité, la couche de tissu conjonctif jeune (p. 122); en bas, l'ovule entouré des vestiges du cumulus proligère. — Apochromat. Zeiss. 16 mm. Oc. comp. 4. Gross. : 125.

çoit d'abord, à un faible grossissement, qu'il ne contient pas de capillaires. Certaines de ses cellules sont bien fuselées, comme des cellules endothéliales, mais elles ne bordent aucune lumière vasculaire.

En second lieu, quand on examine ce bourgeon sur la série

des coupes, et avec un grossissement suffisant, on peut voir qu'il ne fait pas corps avec la couche des grosses cellules à lutéine. Il en reste toujours séparé, soit par une couche fine de petites cellules réticulées (qui font suite au tissu conjonctif spécial de la couche interne que nous étudierons plus loin), soit par une simple ligne de cellules conjonctives fuselées, soit par un capillaire sanguin. Il semble, en un mot, compris dans la couche interne, dont il forme comme un épaississement mesurant 112 μ.

Il devrait donc être décrit avec cette dernière : mais l'aspect des cellules qui le constituent et qui ressemblent beaucoup aux cellules à lutéine en fait néanmoins comme une dépendance de la couche externe de la paroi de la formation kystique.

Ces cellules ont 12 μ au maximum et sont pourvues de noyaux de 5 μ : elles sont donc plus petites que les cellules à lutéine. Leur corps cellulaire est irrégulier, légèrement dentelé sur les bords, lorsque les limites cellulaires sont visibles; ces limites dentelées donnent l'impression d'anastomoses intercellulaires. On ne trouve pas dans ces cellules ni les figures de rétraction sidérophiles, ni les petites aréoles adipophores que l'on observe dans les cellules à lutéine.

En un point, ce bourgeon est constitué par une masse protoplasmique indivise où sont parsemés les noyaux.

Du côté de la cavité du kyste, le bourgeon est limité par une couche de cellules plates qui fait suite à la couche d'éléments conjonctifs aplatis, stratifiés, bordant la couche interne de tissu conjonctif jeune que nous allons étudier maintenant.

2° **Couche interne.** — Le tissu conjonctif jeune qui forme cette couche offre une similitude parfaite avec le noyau conjonctif jeune du corps jaune jeune que nous avons décrit plus haut. Une description détaillée n'est pourtant pas superflue parce que l'on saisit encore plus nettement en ce point la RÉGRESSION DES CELLULES A LUTÉINE EN CELLULES CONJONCTIVES.

Ce tissu est essentiellement constitué par un réticulum cellulaire. Les cellules sont jaunes par les colorations de Van Gieson, du picro-bleu Dubreuil, du picro-noir naphtol de Curtis; elles sont gris-rose par la triple coloration de Prenant.

Le réticulum présente les affinités de la substance collagène, mais à des degrés inégaux selon les méthodes : presque incolore par le Van Gieson, il est assez nettement teinté en violet par le Curtis; le picro-bleu de Dubreuil le colore bien en bleu, mais c'est surtout par la triple coloration de Prenant que l'on peut le mieux le distinguer des cellules et voir ses connexions intimes

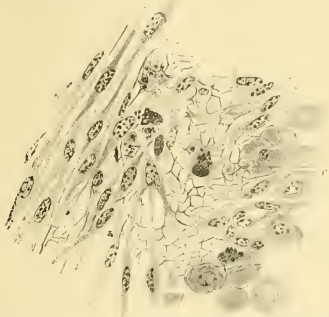


Fig. 5. — Cette figure demi-schématique montre essentiellement la constitution de la couche de tissu conjonctif jeune bordant immédiatement la cavité centrale du corps jaune kystique. De gauche à droite : zone riche en cellules conjonctives fuselées; zone où le réticulum fondamental est le plus apparent, avec cellules en chromatolyse; zone limitrophe de la couche des cellules à lutéine, avec cellules en cytolyse partielle. Gr. : 750

avec ces dernières : il est en effet coloré en vert franc qui contraste admirablement avec le gris-rosé du cytoplasma cellulaire.

Parmi les cellules qui constituent ce réticulum, nous retrouvons les mêmes catégories que plus haut, dans le centre conjonctif du corps jaune jeune, savoir : cellules conjonctives fusiformes, cellules en histolyse partielle, cellules en chromatolyse et en karyokinèse.

Les cellules conjonctives fusiformes (Fig. 5) sont beaucoup plus nombreuses dans la partie avoisinant la cavité centrale, à la limite de laquelle elles forment comme une coque[1]. Leur

1. Cette couche de cellules conjonctives allongées et stratifiées doit ressembler

cytoplasma gris-rosé contient presque toujours un filament sidérophile. Aux extrémités du corps fusiforme de ces cellules, on voit très nettement que le cytoplasma rose se continue par une ou plusieurs lignes ténues vertes, qui vont prendre part à la constitution du réticulum. Ces lignes vertes semblent provenir des bords ou de la surface du cytoplasma rosé : elles ont donc le caractère d'un exoplasma. Certaines de ces cellules allongées et munies d'une ou plusieurs fibrilles sidérophiles sont en continuité avec d'autres cellules semblables, situées dans la couche des cellules à lutéine.

Les **cellules en cytolyse partielle** sont situées dans les parties moyenne et externe de la couche que nous décrivons actuellement, c'est-à-dire tout près et au contact de la couche des cellules à lutéine. On peut ici les ranger en un certain nombre de types qui, chacun, représentent une transition entre la cellule à lutéine et la cellule conjonctive fuselée. De ces types, les plus semblables à la cellule à lutéine sont, en dehors, incorporées à la couche externe, les plus semblables à la cellule fuselée sont au contraire en dedans. Ceci d'une façon un peu schématique.

α) Le type le moins différencié de la cellule à lutéine en a la situation, la taille et l'aspect général. Mais, au lieu d'avoir une aire protoplasmique homéochrome gris-rosée, les cellules de ce type présentent à l'intérieur de leur corps cellulaire, dans la zone périphérique, des travées vertes qui se continuent avec une ligne de même couleur encerclant la cellule et avec d'autres se perdant dans le réticulum fondamental du tissu (Fig. 2).

β) Dans un second type, les territoires cytoplasmiques périphériquement délimités par les travées vertes semblent faits d'un cytoplasma plus clair, plus ténu que la partie du corps cellulaire qui entoure le noyau.

γ) D'autres cellules présentent l'aspect suivant : Autour du noyau se trouve un cytoplasma granuleux, normalement condensé, comme celui des cellules voisines. Noyau et protoplasma forment une masse entourée plus ou moins complètement par une ligne verte, laquelle se continue avec le réseau fondamental.

à ce que **Bouin et Ancel** viennent de décrire dans l'ovisac de la Chienne en voie de transformation en corps jaune.

Autour de cette masse principale, isolée au centre des mailles du réseau avoisinant immédiatement la cellule, on observe de petits fragments de protoplasma pâles, grenus, évidemment en voie de disparition.

δ) On trouve enfin, quatrième type, de petites cellules pauvres en protoplasma, légèrement allongées, parfois encore entourées de quelques petites granulations protoplasmiques.

La dégénérescence du cytoplasma peut aussi se faire de telle sorte qu'une cellule (Planche IV, fig. 2), d'homogène et régulière, devienne dentelée. Elle reste alors anastomosée avec une cellule voisine par une sorte de réseau protoplasmique. Ultérieurement ce réseau peut disparaître complètement, et la cellule a finalement le même sort; ou bien le réseau semble modifier sa nature chimique et être incorporé au réticulum collagène fondamental.

En rapprochant les uns des autres les types que nous venons d'analyser, on peut suivre le processus par lequel une cellule à lutéine est capable de devenir cellule conjonctive :

1° Dans la partie la plus périphérique de son corps cellulaire s'élabore un réseau à affinités colorantes spéciales, identiques à celles du réticulum fondamental, extra-cellulaire

2° Les territoires cytoplasmiques enserrés, individualisés, par les mailles de ce réseau, se séparent du centre de la cellule où réside le noyau,

3° Puis ils disparaissent par fonte. La zone périphérique de la cellule primitive, transformée ainsi en un réticulum, se trouve incorporée au réticulum fondamental intercellulaire; la zone centrale persiste seule en tant que cellule et s'étire.

On peut d'ailleurs observer dans une cellule en voie d'histolyse une ou plusieurs de ces fibrilles sidérophiles homogènes que l'on rencontre dans presque toutes les cellules conjonctives fuselées de ce tissu (Planche IV, fig. 2). La coexistence dans une seule cellule de ces *fibrilles*, caractère spécifique de la cellule conjonctive dans ce tissu, et de l'*histolyse*, processus spécial à la cellule à lutéine rétrogradante, montre bien que CELLULES CONJONCTIVES et CELLULES A LUTÉINE SONT DEUX FORMES D'UN SEUL ET MÊME ÉLÉMENT.

La formation kystique que nous venons d'étudier possède donc dans sa paroi des cellules à lutéine et un tissu conjonctif jeune, plus central, tous deux semblables aux cellules à lutéine et au tissu conjonctif central du corps jaune jeune. DE PAR LA CONSTITUTION DE SA PAROI, LA FORMATION KYSTIQUE QUI NOUS INTÉRESSE APPARAIT COMME ÉTANT UN CORPS JAUNE. C'EST UN CORPS JAUNE KYSTIQUE, développé, comme le corps jaune jeune décrit plus haut (sa structure en fait foi), depuis l'époque de la dernière mise bas. Notons que depuis cette époque la femelle n'a eu aucun rapport sexuel.

Or, pourquoi de deux corps jaunes ayant même structure cytologique, et par conséquent nés au même moment, l'un seulement est-il kystique? C'est ce que l'examen du contenu des kystes va nous apprendre.

Contenu du corps jaune kystique. — La cavité centrale du corps jaune kystique contient un liquide albumineux coagulé irrégulièrement et finement granuleux.

Dans les travées, dans les amas irréguliers du coagulum, on trouve de nombreuses cellules en dégénérescence, les unes par chromatolyse, les autres par dégénérescence graisseuse ou cytolyse.

Mais, fait très important, vers l'un des sommets de la cavité ovoïde, en face du point où la paroi n'est pas recouverte par la couche de tissu conjonctive jeune, ON TROUVE UN OVULE (Fig. 1, 4).

Celui-ci se présente sous la forme d'une masse très régulièrement arrondie de 48 μ de diamètre; son cytoplasma, finement granuleux, est criblé de petites vacuoles circulaires de 1μ,5 à 3 μ; et contient encore des traces de figure achromatique de karyokynèse et quelques débris chromatiniens à peine perceptibles.

Éloigné de 96 μ environ de la paroi, cet ovule est situé dans une coque ovoïde de 80 × 100 μ que forment autour de lui des débris albuminoïdes coagulés. Il ne touche nulle part à cette coque mais porte en un point de sa circonférence un vestige de cellule accolé à sa propre substance. Dans l'épaisseur même de cette coque, qui sur une coupe figure un ovale, on trouve des noyaux, des débris de cellules chromatolysées. Cette coque représente mani-

festement le vestige de la corona radiata dégénérée. Dans son voisinage s'observe, sur une ou deux coupes, un îlot isolé de quelques cellules à peine dégénérées et qui ressemblent tout à fait aux cellules du bourgeon faisant hernie dans la cavité centrale et semblant faire corps avec la couche de cellules à lutéine de la paroi, bourgeon que nous avons décrit plus haut. Ces quelques cellules isolées dans le liquide qui remplit la cavité et non encore dégénérées sont un reste du cumulus proliger. Leur ressemblance avec certaines des cellules de la paroi nous guidera lorsqu'il nous faudra interpréter l'origine des éléments de cette paroi.

La constatation très importante de la présence d'un ovule à l'intérieur de ce corps jaune kystique nous fait comprendre pourquoi il est kystique : il s'est développé au niveau d'un ovisac non déhiscé [1]; la cavité centrale du corps jaune kystique représente la cavité de l'ovisac.

Nous tirerons tout de suite de ce fait une déduction. On a cru longtemps que la fécondation de l'ovule et la gestation étaient nécessaires pour qu'un corps jaune se formât. On a reconnu que cette opinion était erronée : que l'ovule soit fécondé ou non, qu'il soit greffé ou non sur la muqueuse utérine, un corps jaune toujours semblable se développe au niveau de l'ovisac déhiscé.

1. Si ce fait est exceptionnel chez le Cobaye, chez qui la formation du corps jaune ne débute toujours qu'après la déhiscence, il semble du moins être la règle chez la Chienne. **Bischoff** (*Entwick. der Hundes Eier*, 1845) a en effet observé le premier que chez cet animal, à la face interne de la couche la plus profonde de la paroi folliculaire, c'est-à-dire de la granulosa du follicule, se forment de petits replis se dirigeant vers l'intérieur de la cavité folliculaire, replis dont le développement ultérieur amène la formation du corps jaune. **Bonnet** (*Grundriss des Entwickelungsgeschichte der Haussäugethieren*, 1891), écrit que chez la Chienne la formation du corps jaune commence avant la rupture du follicule par suite de l'hyperplasie de la thèque interne. **Van der Stricht** (*Association des Anatomistes* : Congrès de Marseille 1908. Nancy, Berger-Levrault) a lui aussi observé chez la Chienne, avant la déhiscence : 1° des replis de la thèque interne, replis comprenant des vaisseaux et de grosses cellules interstitielles et s'enfonçant dans la granulosa en refoulant la membrane propre; 2° que la granulosa, plissée, comporte des cellules déjà très graisseuses, déjà transformées en cellules à lutéine et entre lesquelles courent des fibres collagènes issues de la théca. **Bouin et Ancel** enfin (*C. R. Soc. de Biologie*, 1908, p. 314, t. LXV), ont eux aussi tout récemment observé que chez la Chienne la formation du corps jaune commence à se réaliser dans le follicule de de Graaf quelque temps avant la ponte. Les cellules de la thèque interne s'hypertrophient en certains points, des vaisseaux néoformés apparaissent qui pénètrent la granulosa dont les cellules se modifient, les unes vers le type cellule à lutéine, les autres vers le type cellule conjonctive.

Or, le fait que je viens de rapporter d'un corps jaune kystique contenant un ovule, montre quelque chose de plus encore : c'est que même la déhiscence du follicule n'est pas nécessaire à la formation du corps jaune.

C'est par une évolution automatique, indépendante en tout cas de la fécondation, de la gestation ou de l'ovulation, que, chez le Cobaye, les éléments divers qui forment l'ovisac arrivent au bout d'un certain laps de temps à constituer un corps jaune.

Quelles sont les conditions qui régissent cette évolution? Je croirais volontiers que des variations dans la disposition de l'irrigation sanguine, variations commandées par les remaniements continuels intra-ovariens, entraînent des variations dans la nutrition de tel ou tel territoire intra-ovarien et qu'ainsi se développe tel ou tel caractère héréditaire, potentiel, de la cellule de la granulosa.

§ 2. *Interprétation.* — Il nous reste encore à résoudre une question : **Aux dépens de quels éléments de l'ovisac primitif se sont développés les différents tissus qui constituent le corps jaune kystique actuel?**

Pour y parvenir, il nous faut savoir d'abord comment était constitué l'ovisac, origine du corps jaune kystique, et chercher ensuite à retrouver en ce dernier les éléments et les tissus de l'ovisac original.

*
* *

Comment était constitué l'ovisac, origine du corps jaune kystique?

Le corps jaune kystique ayant même structure cytologique que le corps jaune jeune a dû naître en même temps que lui. Le corps jaune jeune, normal, provient, comme tout corps jaune d'un ovisac à maturité (déhiscé probablement quelques jours après la mise bas). Le corps jaune kystique provient donc, lui aussi, d'un ovisac à maturité (mais non déhiscé).

Nous pouvons ainsi facilement connaître précisément quel fut le point de départ du corps jaune kystique.

Parmi les ovaires de Cobaye que j'ai pu recueillir j'en choisis

un, récolté sur une femelle tuée dix-huit heures après la mise bas, sans coït subséquent.

Il contient un gros ovisac à maturité mesurant 1 500 μ et à déhiscence légèrement retardée, donc analogue à celui qui a dû donner naissance au corps jaune kystique.

La *thèque interne* a, en moyenne, 40 μ d'épaisseur, elle est constituée par des cellules de 10×20 μ disposées en piles ou amas entre de fines lamelles collagènes. De nombreux capillaires sanguins circulent dans le tissu ainsi formé. Une membrane collagène excessivement mince, doublée de cellules aplaties (membrane de Slavjansky) sépare la thèque interne de l'épithélium folliculaire. La *granulosa* épaisse de 30 à 100 μ est constituée par des cellules polyédriques de 12 à 14 μ. Limitées très nettement par une très fine ligne de contour, elles possèdent un cytoplasma granuleux très clair, condensé autour du noyau, de texture moins consistante au pourtour de la cellule.

*
* *

Ces quelques détails nous suffiront pour pouvoir retrouver dans le corps jaune kystique les éléments et les tissus de l'ovisac original.

1° Qu'est devenue la granulosa?

Un premier fait s'impose : une partie importante de la granulosa de l'ovisac primitif a dégénéré. En effet, d'une part nous retrouvons de nombreuses cellules en chromatolyse dans le coagulum central, et, d'autre part, le cumulus proliger s'avère lui aussi, presque totalement détruit, par les débris qui entourent encore l'ovule.

Le tissu conjonctif jeune qui forme la couche la plus interne de la paroi du corps jaune kystique, et où se rencontrent à la fois des chromatolyses (processus dégénératifs) et de longues cellules conjonctives jeunes, avec mitoses (processus élaborateurs), est tout semblable au tissu conjonctif jeune, qui, ainsi que je l'ai montré, se forme aux dépens des granulosas atrésiques. En m'appuyant sur ce que j'ai déjà publié à ce sujet[1], je consi-

1. *C. R. Association des Anatomistes*, Marseille, 1908, Nancy, Berger Levrault.

dère que la plus grande partie, la presque totalité, du tissu conjonctif jeune central du corps jaune kystique[1] est due à une transformation des cellules folliculeuses de l'ovisac primitif.

De cette granulosa, enfin, il reste encore d'autres traces. Ce sont : 1° le bourgeon non vascularisé de cellules ressemblant aux cellules à lutéine, mais plus petites, homogènes, etc., qui fait hernie dans la cavité centrale, en face de l'ovule et qui, pour moi, représente la granulosa, plus épaisse au niveau du cumulus proliger; 2° certaines des cellules à lutéine les plus centrales, celles précisément dont on voit quelques-unes régresser à l'état de cellules conjonctives fuselées.

En résumé, nous avons sous les yeux, dans le corps jaune kystique la preuve : 1° que la granulosa s'est en grande partie chromatolysée; 2° en grande partie aussi transformée en tissu conjonctif; 3° qu'elle a persisté en un point (partie du cumulus) à peu près telle qu'elle était; 4° qu'elle a peut-être fourni quelques cellules à lutéine.

Ayant déjà tant fait, l'épithélium folliculaire primitif aurait-il pu encore former la puissante couche de cellules à lutéine qui constitue la majeure partie de notre corps jaune kystique?

Il m'est difficile de l'admettre.

En effet, pour fournir les nombreuses cellules en chromatolyse et l'importante couche de tissu conjonctif jeune du corps jaune kystique, couche épaisse en certains endroits, je crois qu'il n'a pas dû être superflu de la transformation quasi-totale de la granulosa originelle épaisse 30 à 100. Le peu qui eût pu subsister de cette granulosa aurait dû, pour subvenir en outre à la formation des cellules à lutéine contenues dans le corps jaune kystique sur une épaisseur de 240 μ, être le siège d'une bien active prolifération. Or les recherches de **Sobotta**, d'**Honoré**, de **Loeb**, montrent que, chez la Souris, le Lapin, le Cobaye, c'est beaucoup plus l'hypertrophie que l'hyperplasie qui préside à la formation du corps jaune. En outre, au niveau du bourgeon de cellules situées en face de l'ovule (Fig. 4, *b*) et ayant fait partie du cumulus proliger, nous pouvons constater ce que sont devenues

1. Et du corps jaune jeune qui se rencontre dans le même ovaire.

les cellules folliculaires de l'épithélium primitif qui n'ont point dégénéré ou ne se sont pas transformées. Tout en se rapprochant du type de la cellule à lutéine, par une hypertrophie de leur corps protoplasmique, elles n'ont pas absolument atteint ce type car leur structure est beaucoup plus homogène, elles manquent même de traces d'ergastoplasma. Entre ces cellules et celles de la couche richement vascularisée, il y a des différences assez nettes pour que l'on puisse dire que très vraisemblablement ces deux sortes d'éléments n'ont pas la même origine.

Toutes ces considérations nous poussent à n'accorder à la granulosa primitive qu'un très faible rôle dans la constitution de la couche de cellules à lutéine du corps jaune kystique actuel.

2° Sort de la thèque interne primitive.

Cette conviction va se fortifier si nous recherchons ce qu'a pu devenir la thèque interne de l'ovisac original. Nous trouvons que rien ne peut la représenter, topographiquement, sinon la couche de cellules à lutéine. L'hypertrophie des éléments primitifs en triplant leurs dimensions suffit déjà à faire la moitié de l'épaisseur de la couche des cellules à lutéine.

En somme, lorsque l'on compare le corps jaune kystique à l'ovisac qu'il a été, il apparaît que : la granulosa de l'ovisac s'étant détruite en majeure partie ou modifiée dans le sens conjonctif (métaplasie), seules les cellules de la *theca interna* de l'ovisac ont pu fournir la plupart des cellules à lutéine du corps jaune kystique.

Conclusions.

Chez le Cobaye : I. Il peut y avoir formation d'un corps jaune dans un ovisac non déhiscé. La formation du corps jaune n'est donc pas plus inéluctablement liée au départ de l'ovule qu'elle ne l'est à la fécondation dudit ovule.

II. Il peut y avoir déhiscence d'un ovisac et formation d'un corps jaune chez une femelle tenue à l'écart du mâle. Néanmoins le coït a peut-être une action favorisante sur le premier de ces processus : l'absence de coït pourrait ainsi, dans le cas qui nous occupe, être la cause indirecte qu'un corps jaune a pu se produire au niveau d'un ovisac non déhiscé.

III. Les cellules de la thèque interne sont capables de devenir cellules à lutéine

IV. On peut observer la transformation métaplasique de certaines cellules à lutéine en cellules conjonctives. La cellule à lutéine ne semble donc être qu'une forme d'évolution de la cellule conjonctive.

Explication de la planche IV.

Fixation au Bouin. Coloration : hématoxyline au fer; éosine; vert lumière; d'après Prenant.

Fig. 1. — Corps jaune ancien, en régression. Zone centrale. — Obj. imm. apochr. 2 mm. 1,30. Zeiss. Oc. comp. 8. Gr. = 1200/1. — La figure montre les cellules tout à fait spongieuses qui constituent ce corps jaune, et dans les alvéoles desquelles étaient logées des gouttes de graisse pigmentée. Entre ces cellules de larges travées collagènes sont recouvertes par de minces cellules conjonctives lamelleuses anastomosées. Les noyaux des cellules sont très foncés, voire picnotiques, irréguliers; les limites intercellulaires ne sont pas toujours visibles.

Fig. 2. — Zone de transition entre les deux couches de la coque du corps jaune kystique. — Obj. imm. homogène. 2 mm. 1,30. Zeiss. Oc. comp. 12. Gr. = 1550/1. — En *a* une cellule étirée, bordant une cavité capillaire, visible à sa gauche. Une karyokinèse se montre dans une cellule du revêtement capillaire. *b*, *b'* *b''* sont trois cellules à lutéine reconnaissables à leur cytoplasma, non homogène, en tourbillons (*b* et *b'*). Ces deux cellules *b* et *b''* (celle-ci ayant son noyau sur une coupe supérieure) ne sont séparées par aucune limite intercellulaire. De son côté, la cellule *b''* est en continuité de substance avec la cellule *a* (qui borde un capillaire) avec la cellule *c*; celle-ci, à son tour se continue par une sorte de réticulum

1. On sait qu'à l'heure actuelle encore les nombreux histologistes qui se sont occupés de l'histogenèse du corps jaune sont partagés en deux camps : les partisans du *corps jaune épithélial* et ceux du *corps jaune conjonctif*. Le cas, anormal, dont ce travail vient de relater l'observation, montre que les cellules conjonctives de la théca sont du moins *capables* de produire des cellules à lutéine, mais aussi que certaines cellules à lutéine doivent provenir de la granulosa. Je suis donc de l'avis de **Loeb** : chez le Cobaye le *corps jaune serait d'origine mixte*. Des recherches encore inédites me portent en effet à croire que ce cas anormal rentre dans la règle au point de vue histogenèse.

Je pense enfin que les partisans de l'une et l'autre origine du corps jaune ont raison : le processus doit varier selon les espèces. Seule est mauvaise l'opposition du terme *épithélial* au terme *conjonctif*. L'antagonisme entre les mots tend à faire croire qu'une différence absolue, essentielle, existe aussi entre les éléments auxquels s'appliquent les mots, alors qu'il n'en est rien. La cellule folliculeuse est, en effet, très exactement la sœur de la cellule conjonctive mésenchymateuse : toutes deux sont nées de l'épithélium cœlomique, seulement à des périodes différentes du développement.

protoplasmique avec la cellule *d*. La cellule *d* présente à son pourtour la fragmentation de son cytoplasma décrite dans le texte; elle contient en outre des fibrilles sidérophiles.

FIG. 3. — Cellules provenant du tissu conjonctif jeune central du corps jaune kystique, sur la lisière de la couche des cellules à lutéine. — Même grossissement que la figure précédente — *a* est une cellule dont le protoplasma périphérique a subi la fonte, laissant à la place où il était des mailles d'un réticulum collagène. Le processus de fragmentation du corps cellulaire par l'apparition du réticulum est encore visible sur la gauche de la cellule. Le cytoplasma central reste intact autour du noyau. La figure montre en outre deux jeunes cellules conjonctives dont la supérieure s'anastomose par une très mince membrane avec la cellule *a*.

RECHERCHES

SUR L'HISTO-PHYSIOLOGIE DE LA SÉCRÉTION URINAIRE

CHEZ LES MAMMIFÈRES[1]

Par André MAYER et Fr. RATHERY.

(Travail du laboratoire de physiologie de l'École des Hautes-Etudes (Collège de France) et du laboratoire de la clinique du professeur Debove).

PLANCHE V

Le rein des Mammifères est un appareil compliqué. Il est composé de divers segments qui sont sans doute autant d'organes, bien différenciés dans leur fonction. Or chacun d'eux, pris à part, ne peut être atteint par le physiologiste, qui n'a qu'un résultat global des expériences qu'il entreprend sur le rein. De là naît la nécessité de faire marcher parallèlement l'expérimentation physiologique et l'examen histologique, lorsqu'on s'occupe des problèmes que soulève l'étude de la sécrétion urinaire. Pour aucun autre organe, les recherches histophysiologiques n'apparaissent comme plus indispensables.

C'est ce qu'on a compris dès l'origine. Les premiers auteurs qui se sont occupés du rein ne se posaient qu'un seul problème : déterminer le rôle des différents segments du tube urinifère; et déjà ils s'appuyaient autant, pour tenter cette détermination, sur les constatations microscopiques que sur l'expérimentation : tel est le caractère des travaux de **Bowman, Ludwig** et **Heidenhain**, et de leurs continuateurs. Le problème qu'ils se posaient n'est d'ailleurs pas encore résolu[2] et des recherches nouvelles y peuvent encore apporter des éléments importants.

1. Article écrit en juillet 1908.
2. Voir : LAMY, MAYER ET RATHERY, Modifications histologiques des tubes con-

Mais, dans ces dernières années, un autre problème — non plus anatomophysiologique, mais plus proprement histophysiologique s'est posé. Les travaux de toute une série d'auteurs, **Sauer**, **Disse**, **Galeotti**, **Regaud**, **Gurwitch**, **Policard**, **Tribondeau**, **Ferrata**, etc., ont fait naître une cytologie rénale. On a étudié avec précision les caractères des cellules des tubes urinaires. On y a décrit des formations extrêmement complexes. Et on a naturellement été porté à se demander quel rôle jouent ces formations dans la sécrétion urinaire. D'une façon générale, il nous a semblé qu'on a préjugé un peu vite ce rôle. Lorsqu'on découvre, par une nouvelle méthode de fixation ou de coloration, une nouvelle inclusion protoplasmique dans une cellule glandulaire, il est bien évident que, avant de lui assigner un rôle dans la sécrétion, il faut d'abord faire varier les conditions d'activité de la glande et voir comment se comporte la nouvelle formation découverte. C'est ce qu'il ne paraît pas qu'on ait toujours fait dans ces dernières années.

La contribution que nos recherches sur la sécrétion urinaire nous ont amenés à apporter aux études histophysiologiques sur le rein, vise les deux buts que nous venons de préciser; détermination du rôle des segments urinaires; détermination du rôle des différents éléments des cellules des tubes du rein; et la méthode que nous avons employée a été constamment celle-ci : mettre la glande dans ses divers états d'activité; c'est-à-dire lui faire sécréter en quantité variable — jusqu'aux plus grands excès — les divers éléments chimiques de l'urine : eau, sels, urée, sucre, etc., ou bien encore l'exciter par les divers agents pharmacologiques; et alors examiner avec le plus grand soin l'état histologique du rein, et le comparer au rein normal. De cette comparaison doivent ressortir des renseignements précis

tournés au cours des polyuries provoquées. *Soc. biol.*, 31 mars 1906. — Lamy, Mayer et Rathery, Étude histologique du glomérule du rein au cours des polyuries provoquées. *Soc. biol.*, 26 mars 1906. — Lamy, Mayer et Rathery, Modifications histologiques du rein au cours de l'élimination de l'eau et des cristalloïdes. *J. de Phys. et Path. gén.*, 1906. — Mayer et Rathery, Modifications histologiques du rein au cours des diverses diurèses provoquées; — I. Études sur le Rat : modifications nolaires. *Soc. biol.*, avril 1907; — II. Études sur le Rat : Modifications de structure protoplasmique, *Soc. biol.*, mai 1907; — III. Études sur le Lapin. *Soc. biol.*, juillet 1907. — Mayer et Rathery, Modifications histologiques du rein au cours des polyuries répétées. *Soc. biol.*, juillet 1908.

sur le rôle des diverses formations endo-cellulaires dans les divers modes de l'élimination rénale[1].

Un certain nombre des constatations que nous allons relater ne sont que la confirmation des faits signalés par nos devanciers. Nous ferons plus particulièrement ressortir dans nos conclusions ce qui nous a paru nouveau dans nos résultats.

I. — Technique histologique générale.

Nous avons examiné le rein à l'état frais, ou après fixation et coloration.

A. *Examen à l'état frais.*

Nous avons, pour pratiquer cet examen, employé le procédé d'éclairage des préparations sur fond noir. Ce procédé, déjà utilisé par les histologistes, a été étudié de nouveau par les constructeurs depuis l'invention des ultramicroscopes à réflexion totale. Ces appareils permettent d'éclairer une préparation de telle manière que la lumière émanant de la source ne pénètre pas directement dans le tube du microscope et que l'œil de l'observateur ne perçoit que la lumière diffusée par les éléments de la préparation. On obtient ainsi sur fond noir une « image par contraste ». Cette image, il est possible de la photographier. Et nous avons pensé, avec Mlle Chevroton[1], que l'association des trois procédés : coupe de pièces congelées recueillies dans un liquide conservateur (par exemple solution de NaCl à point de congélation de — 0°78)[2], examen par contraste sur fond noir, et photographie, constitue une méthode permettant, dans bien

1. Nous ferons remarquer que nous avons poursuivi nos recherches en dehors de la série des Mammifères. Voir notamment : Mayer et Rathery, Histologie du rein de Poulpe (*Octopus vulgaris*) à l'état normal et au cours des éliminations provoquées. *Soc. biol.*, 30 juin 1906. — Mayer et Rathery, Étude sur le corps fungiforme du Poulpe. Histologie normale. Histologie et physiologie au cours des éliminations provoquées. *Journ. d'anatomie*, janvier 1907. — Mayer et Rathery, Histo-physiologie du rein de *Tupinambis Teguixin*. *Journ. de l'Anat. et de la Physiol.*, 1909 (sous presse).

2. Mlle Chevroton, MM. André Mayer et F. Rathery, Images par contraste et photographie de préparations microscopiques fraiches. Application à l'étude du tissu rénal. *C. R. Société de Biologie*, 1er février 1908. — Castaigne et Rathery, *Semaine médicale*, sept. 1903. *Arch. méd. exp.*, 1903. — Thèse Rathery, 1905.

des cas, de contrôler les résultats obtenus par les techniques histologiques ordinaires. On n'est en effet jamais assuré qu'un fixateur ne modifie pas totalement la structure d'un tissu. Cette méthode d'examen sans fixation, encore à ses débuts, nous a donné, nous le verrons, d'intéressants éléments de contrôle.

B. *Examen après fixation et coloration.*

Nous avons prélevé les reins, sur l'animal vivant encore, sous forme de petits cubes de 1 à 2 millimètres d'arête recueillis au moyen d'un rasoir coupant très bien. Ils étaient jetés dans le fixateur sans être mis en contact avec les mains.

Nous les avons traités par deux techniques différentes qui se complètent utilement.

1re méthode. Fixation au liquide de Van Gehuchten-Sauer. Coloration à l'hématoxyline ferrique et fuschine acide.

Fixation. — Nous nous sommes servis tout d'abord de la technique indiquée par l'un de nous avec **Castaigne**[1], puis nous avons simplifié cette technique à l'exemple de **Ferrata**[2] et nous opérions de la façon suivante[3] :

1° Les pièces sont mises durant 3 heures dans le liquide suivant;

Alcool absolu	60
Chloroforme pur	30
Acide acétique glacial	10

2° Puis dans l'alcool absolu pendant 12 heures;

3° Puis incluses.

Alcool absolu } parties égales	3	heures.
Xylol }		
Xylol pur	2	—
Xylol paraffine éliminé à 37°	2	—
Paraffine à 54° (changée 3 fois)	3	—

1. Castaigne et Rathery, *Archiv. de méd. expérimentale*, sept. 1902, et Rathery, *Thèse méd.*, Paris. 1905.

2. Ferrata, *Arch. di anatomia e di embriologia*, 1905, *Arch. di fisiologia*, 1905, et communication écrite.

3. Les résultats obtenus par cette méthode sont un peu moins bons que par le premier procédé, mais très suffisants.

La *coloration* est la suivante :

1. Passage des coupes à l'eau distillée.

2. Passage dans une solution d'alun de fer à 1,5 p. 100 : une à deux heures.

3. Lavage à l'eau distillée.

4. Immersion pendant trois heures dans :

Sol. aq. hématoxyline à 0,5 p. 100.....	100 cc.
Sol. aq. permanganate de potasse à 1 p. 100....	5 cc.

5. Lavage à l'eau distillée, 12 à 24 h.

6. Décoloration sous le microscope par une solution d'alun de fer à 0,50 p. 100.

7. Lavage à l'eau distillée.

8. Rapide passage dans l'alcool à 90°.

9. Coloration rapide par :

Alcool absolu.....	15 cc.
Sol. sat. fuchsine acide dans eau distillée.....	I à II gouttes.

Passage dans l'alcool absolu. Xylol. Montage au baume.

2° *Méthode. Fixation.* — 1. Les pièces sont mises pendant vingt-quatre heures dans le liquide J. de Laguesse.

Acide chromique 1 p. 100.....	8 cc.
— osmique à 2 p. 100.....	4 cc.
— acétique glacial.....	1 goutte.

2. Puis lavées à l'eau courante durant vingt-quatre heures.

3. Passages successifs de six heures en six heures dans alcool à 30, 40, 50, 60, 70, 80, 90.

4. Passage durant douze heures dans l'alcool absolu.

5. Inclusion comme plus haut.

Coloration. — Méthode de Galeotti[1] modifiée légèrement par Ferrata.

1. Les pièces sont immergées durant 10 minutes dans une solution saturée de fuchsine acide dans l'eau d'aniline maintenue à la température de 60°.

1. Galeotti, Ueber die Granulationen in den Zellen. *Internat. Monatsch. f. Anat. u. Phys.* Bd. XII, 1895.

2. Lavage à l'eau courante.
3. Durant 40 secondes, immersion dans la solution suivante :

Acide picrique en solut. sat. dans alcool absolu.	2 parties.
Eau distillée.....	1 partie.

4. Grand lavage à l'eau courante.
5. Immersion durant 2 minutes dans la solution suivante :

Vert de méthyle : sol. à 0,50 p. 100 dans alcool à 90.	} parties
Eau distillée.....	} égales.

6. Grand lavage à l'eau courante.
7. Passages répétés à l'alcool absolu jusqu'à ce que celui-ci reste incolore.
8. Xylol. Baume.

II. — Le rein normal chez les Mammifères

Avant d'étudier les modifications du rein dans les différents stades de la sécrétion rénale, nous avons cherché à nous rendre compte de l'état du parenchyme rénal chez nos animaux d'expérience, le Lapin, le Rat, et le Chien, en dehors de toute expérimentation.

A. *Examen des coupes à l'état frais sur fond noir.* — La coupe présente l'ensemble des tubes urinaires, sectionnés en travers. La plupart sont coupés bien transversalement, et sont circulaires, d'autres le sont obliquement, ou même longitudinalement et sont plus ou moins allongés. Tous les tubes semblent intimement accolés les uns aux autres. Il n'existe dans la plupart d'entre eux aucune lumière centrale; quand on la perçoit, elle est à peine marquée. On distingue autour d'elle quand elle existe, et au pôle axial des cellules rénales quand elle n'existe point, une mince bande réfringente qui tranche sur le reste de la cellule et qui est la bordure. Le corps cellulaire lui-même apparaît comme formé de granulations réfringentes tassées, évidemment trop grosses et trop rapprochées pour que, à l'examen

sur fond noir, on puisse en résoudre la structure. Les photographies que nous avons obtenues des préparations fraîches, bien qu'encore imparfaites, sont intéressantes par comparaison avec ce que donnent celles des préparations fixées.

B. *Examen des coupes de reins fixés.* — Nous nous contenterons de parler de la structure des tubes contournés, segment rénal qui, comme nous le verrons, se modifie le plus au cours de la diurèse, et nous n'insisterons que sur certaines particularités de cette structure[1].

Les cellules du tube contourné présentent : 1° une membrane basale; 2° un corps protoplasmique pourvu d'un noyau; 3° une bordure en brosse. Étudions l'aspect de ces 3 parties constituantes, sur des coupes fixées au Van Gehuchten-Sauer d'une part, au liquide J. de Laguesse de l'autre.

Coupes fixées au Van Gehuchten-Sauer. Coloration hématoxyline ferrique et fuchsine acide.

Rein du Lapin. — La plupart des tubes sont fermés et dépourvus de lumière (Pl. V, fig. 1). Quelques-uns, groupés par îlots, ont une lumière assez nette. Sur des préparations convenablement fixées, la lumière est toujours libre d'éléments. Ajoutons que, comme le fait remarquer **Renaut**, les tubes sont serrés les uns contre les autres, et ne sont séparés que par les capillaires. Les tubes sont limités par une *membrane basale* continue colorée électivement par la fuchsine. *Le corps protoplasmique* est volumineux. Les cellules constituantes d'un même tube présentent rarement des limites distinctes. Dans leur tiers externe elles forment autour du tube une bande que n'interrompt le plus souvent aucune cloison[2]. A l'union du tiers interne et des deux tiers externes, le protoplasma contient des noyaux répartis de place en place tout autour du tube. On sait que le segment sous-nucléaire est constitué par des filaments intimement serrés les uns contre les autres, les bâtonnets de Heidenhain, ici colorés en violet. Ces bâtonnets cessent assez

1. Voir Rathery, *thèse méd. de Paris*, 1905.
2. Cf. Sauer, Neue Untersuchungen über das Nierenepithel und sein Verhalten bei der Harnabsonderung. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. XLVI, 1895.

brusquement au niveau de la région du noyau. Le segment sus-nucléaire est constitué par un amas de granulations fines disposées sans ordre. Si l'on examine attentivement cette région à un très fort grossissement, on constate qu'il existe, particulièrement très près de la cellule, de *très petites vacuoles* incolores, souvent à demi cachées par les granulations. Nous verrons plus loin leur importance.

Le protoplasma tubulaire est limité vers le pôle axial, par la *bordure en brosse*. On a nié l'existence de la bordure; on a prétendu qu'elle n'existait que d'une façon inconstante, apparaissant ou disparaissant suivant le stade sécrétoire. Il nous paraît commode de scinder la question en deux : 1° existe-t-il une bordure? 2° est-elle en brosse?

1° Nous croyons qu'il existe toujours une bordure, c'est-à-dire une bande différenciée bordant le côté axial des cellules et prenant intensément la fuchsine[1].

Nous expliquons les divergences des auteurs : *a*) par l'emploi des différents fixateurs, *b*) par l'examen de tubes coupés à différents niveaux.

a) Si l'on peut toujours déceler la bordure, en employant le fixateur de Van Gehuchten, nous verrons plus loin qu'il n'en est pas de même quand on emploie les fixateurs osmiqués. Avec ceux-ci, on n'a souvent qu'une bordure dilacérée ou mal colorée.

b) Il ne faut pas oublier que les tubes sont contournés et enroulés. Le rasoir ne les atteint pas tous au même niveau.

En examinant un grand nombre de coupes et de tubes fermés au Van Gehuchten on constate que trois cas principaux peuvent se présenter : α, le tube est coupé bien transversalement; sa coupe est presque parfaitement circulaire; dans ce cas la bordure apparaît comme une bande bien continue mais sinueuse, arborescente, paraissant enfoncer çà et là des prolongements dans le protoplasma; β, le tube est coupé un peu obliquement; la bordure apparaît parfois comme discontinue. Au centre du tube, on retrouve le même aspect que précédemment.

1. Au cours d'une étude générale, **Guieysse** en employant notre matériel de préparations a montré que au cours de la triple coloration Prenant, ou Renaut-Laguesse, la bordure, comme la membrane basale, prend électivement le vert.

Mais çà et là, on trouve un îlot de bordure, paraissant séparé du reste. C'est évidemment, suivant nous, un prolongement coupé. Si la coupe est plus oblique, on peut trouver dans un tube trois ou quatre de ces fragments. γ Enfin si la coupe est longitudinale, et si le rasoir passe vers la partie basale du tube, il apparaît sur la coupe comme ovalaire ou très allongé, sans ouverture centrale et sans bordure puisque le rasoir est passé loin d'elle; le protoplasma y paraît continu.

Quand on examine des tubes ouverts, la bordure, continue et limitant la lumière, cesse de paraître envoyer des prolongements dans le protoplasma. Elle est d'autant plus nettement circulaire que la lumière est plus grande.

2° La bordure est « en brosse » dans certains cas seulement. Quand le tube est fermé, la striation de la bordure n'apparaît pas. Mais dès qu'il est ouvert, et qu'elle prend l'aspect d'une bande bien circulaire, elle apparaît comme constituée par de petits éléments nettement distincts, « poils » séparés les uns des autres (et d'autant plus que la lumière est plus grande) présentant, à leur point d'insertion sur la cellule un véritable grain fuchsinophile (ligne de Nicolas). Nous verrons plus loin quelle netteté prennent ces éléments au cours des polyuries. Faut-il penser que l'aspect continu de la bordure dans les tubes fermés est dû à ce que ces petits éléments sont alors serrés, tassés les uns contre les autres? ou que sans préexister, ils se différencient au moment même où la lumière s'élargit et distend la bordure? ou même qu'une modification de la composition chimique de la bordure fait que le même fixateur donne un précipité continu dans un cas, discontinu et périodique dans l'autre? C'est ce que nous ne saurions préciser.

Rein du Chien. — La structure du tube contourné est analogue à celle du rein du Lapin. Les tubes sont plus enroulés, ce qui fait que leur contour est très variable et que dans les tubes fermés la bordure en brosse est souvent discontinue et arborescente. Les striations de Heidenhain sont peut-être un peu plus marquées. Elles sont quelquefois séparées par de petites vacuoles.

Rein du Rat. — La seule différence importante à noter entre la structure du rein de Rat et celle du rein de Lapin, c'est l'extrême

fréquence de vacuoles, toujours petites, apparaissant dans le protoplasma de certains tubes groupés par îlots et légèrement entr'ouverts. Même dans les tubes fermés, on retrouve de ces petites vacuoles; mais elles sont moins apparentes. Elles y sont toutefois plus distinctes que chez le Lapin.

Coupes fixées au liquide J. de Laguesse. Coloration de Galeotti.

Les liquides chromo-osmiqués nous paraissent peu propres à étudier la topographie des canalicules rénaux, le degré d'ouverture de la lumière des tubes, l'état de la bordure en brosse. En effet, ils altèrent profondément certaines parties des cellules des tubuli. Si l'on n'agit avec précautions, bien souvent tout le segment sus-nucléaire de la cellule disparaît, ou se retrouve à l'état de débris au centre du tube; ou bien encore, la bordure, déchirée, se laisse traverser par des boules sarcodiques, véritables expansions du protoplasma cellulaire. Par contre la fixation par les liquides chromo-osmiqués, particulièrement le Laguesse J, et la coloration de Galeotti peuvent nous renseigner utilement sur la structure intime du corps protoplasmique.

Rein du Lapin. — Dans tout le segment sous-nucléaire existent de gros bâtonnets fuschsinophiles distincts les uns des autres. Ces bâtonnets allant de la membrane basale vers la lumière centrale, occupent exactement la place des files de Heidenhain, que nous avons décrites plus haut sur des coupes fixées au Van Gehuchten. Ils sont séparés parfois par des granulations colorées en vert ou en rouge (Pl. V, fig. 5).

Ces bâtonnets se terminent au niveau de la zone du noyau. Dans le segment sus-nucléaire, on trouve d'une part de grosses granulations vertes et rouges, ces dernières plus abondantes, et d'autre part de toutes petites vacuoles incolores. Ces éléments sont placés dans un protoplasma qui prend parfois l'aspect d'un réseau extrêmement délicat, avec les granulations vertes aux points nodaux, mais qui le plus souvent se présente comme une substance irrégulièrement grenue.

Le noyau est coloré en vert; il est clair, et renferme un ou deux grains fuchsinophiles volumineux, et des granulations vertes.

Rein du Chien. — Il est absolument analogue au précédent.

Rein du Rat. — Les bâtonnets fuschsinophiles, situés chez le Lapin et le Chien dans la région sous-nucléaire, se présentent chez le Rat comme extrêmement volumineux. Ce sont de grosses stries épaisses occupant toute la hauteur des cellules, dirigées de la membrane basale vers la bordure en brosse qu'elles n'atteignent cependant pas tout à fait.

Ces stries sont accolées les unes aux autres mais non fusionnées; le contour qui les limite latéralement est, non pas rectiligne, mais irrégulier. Elles donnent souvent l'impression d'être constituées par des amas de granulations rouges agglomérées suivant une direction rectiligne; d'autres fois ce sont de véritables bâtonnets (Pl. V, fig. 4).

De place en place, entre deux stries apparaissent des éléments composés d'une grosse granulation intensivement colorée par le vert de méthyle, et entourée d'une auréole claire. Ces éléments, bien différents des noyaux, et d'ailleurs bien moins volumineux, sont en nombre très restreint. On n'en trouve que dans quelques cellules seulement.

III. — Le rein au cours des polyuries provoquées.

Pour exagérer les phénomènes sécrétoires et, partant, étudier plus commodément la corrélation qui existe entre eux et les modifications histologiques, nous avons employé deux procédés. D'une part nous avons injecté, dans le péritoine de nos animaux, des agents pharmacologiques susceptibles de modifier la sécrétion urinaire; par exemple : la pilocarpine qui exagère un peu l'élimination globale; la caféine et les autres purines, qui agissent surtout sur l'excrétion du chlorure de sodium; la phloridzine, qui, comme on le sait, est transformée au niveau du rein. D'autre part nous avons produit des éliminations très abondantes des différents constituants de l'urine; pour cela nous avons eu recours soit à des ingestions forcées, soit à des injections dans les veines — saphènes pour le Chien, marginales de l'oreille pour le Lapin, mésaraïques pour le Rat. On trouvera

à la fin de ce mémoire nos protocoles d'expérience. L'étude physiologique des phénomènes provoqués a été faite ailleurs.

Les reins étaient prélevés sur l'animal non anesthésié encore vivant, soit à des moments successifs après le début de la diurèse, soit (chez le Chien) comparativement sur le même animal avant l'injection, par néphrectomie unilatérale — et après.

Nous nous sommes placés dans des conditions telles que nous allons pouvoir décrire les variations générales de structure des tubes urinaires, et les variations cytologiques corrélatives :

1° de modifications quantitatives de la sécrétion rénale : *a*) polyurie légère; *b*) polyurie intense.

2° de modifications qualitatives de la sécrétion rénale : *a*) élimination simultanément abondante en eau et en cristalloïdes; *b*) élimination abondante en cristalloïdes, mais pauvre en eau (urines concentrées); *c*) éliminations abondantes d'eau tenant peu de corps en solution (polyuries aqueuses).

3° de la durée de l'hypersécrétion : *a*) des différents temps de l'hypersécrétion : *b*) des polyuries répétées.

Dans tous ces cas nous décrirons l'état du rein examiné après fixation et coloration. Nous avons contrôlé quelques-unes de ces études par celles du rein examiné à l'état frais.

A. *Modifications histologiques corrélatives de variations quantitatives de la sécrétion rénale.*

Ces modifications semblent n'atteindre que très peu certaines parties des tubes urinifères :

Glomérules. — Notre examen a porté, chez les trois espèces de Mammifères étudiés (Lapin, Chien, Rat) sur : 1° le volume du glomérule; 2° l'état du capillaire (calibre et réplétion); 3° la cavité glomérulaire; 4° le volume de la capsule de Bowman. Dans aucun cas il n'a été possible de mettre en évidence une différence quelconque entre les glomérules du rein en état de sécrétion faible ou en état d'hypersécrétion.

Anses ascendantes de Henle. Segment intermédiaire. — Ils ne présentent pas de modification bien nette, sauf une dilatation de leur lumière; on peut noter cependant que quelques vacuoles,

apparaissent dans le protoplasma des cellules bordantes au cours des grandes polyuries; en même temps les grains fuchsinophiles augmentent de volume.

Tubes collecteurs. — On constate une simple modification dans la surface de la lumière des tubes qui s'agrandit dans les hypersécrétions. Dans les très grandes polyuries, les granulations des cellules bordantes se raréfient, et des vacuoles y apparaissent.

Tubes contournés. — C'est à ce niveau que se produisent les modifications les plus importantes. C'est sur celles-ci que nous devons insister.

1. Polyurie légère. — Des groupes de tubes contournés demeurent invariables. Mais à côté d'eux des groupes, des îlots d'autres tubes subissent des variations. [Cette alternance fonctionnelle des tubes du rein déjà signalée en 1856 par **von Wittich** a été constamment retrouvée chez les animaux à sang froid, et chez les Mammifères [1].]

A. **Reins fixés au Van Gehuchten-Sauer. — Coloration à l'hématoxyline-fuchsine acide.**

Les modifications constatées sont identiques chez le Chien, le Lapin et le Rat. Nous les étudierons simultanément (Pl. V, fig. 2).

1° *Déroulement des tubes contournés; décollement des brosses entre elles.* — Sur le rein normal, les tubes contournés forment un écheveau emmêlé, et la plupart d'entre eux sont coupés obliquement; au début de la sécrétion et à mesure qu'elle s'accroît, le nombre des coupes transversales nettes devient de plus en plus grand : le tube se déroule donc. La lumière apparaît mais encore stellaire : de ce fait la brosse, qui n'était représentée au centre du tube que par une ligne arborescente, apparaît sur tout le pourtour de la lumière.

2° *Apparition d'une lumière centrale.* — Celle-ci a tendance de plus en plus à devenir circulaire; il n'y a jamais aucun débris

1. Le caractère parcellaire des lésions au cours des néphrites a été signalé déjà depuis longtemps par quelques anatomo-pathologistes (**Germont, Cornil, Brault, Pettit**, etc.), nous y avons insisté également (**Castaigne et Rathery**). Avec **Lamy** nous sommes revenus sur ce fait, au point de vue des modifications sécrétoires des tubes urinifères. Plus récemment **Mourquaud et Policard** ont de nouveau confirmé ce fait.

cellulaire dans la lumière du tube. Nous considérons comme altération de fixation toute production intracanaliculaire de boules sarcodiques ou d'autres éléments.

3° *Aplatissement progressif des cellules.* — Cette modification est la conséquence de la précédente. Ce sont ces deux phénomènes qui ont été décrits par **Sauer** et par **Disse**, chez les animaux examinés après le repas.

4° *Apparition dans le protoplasma d'un très grand nombre de petites vésicules localisées surtout dans la zone sus-nucléaire.*

5° *Écartement des bâtonnets de Heidenhain* : ceux-ci sont séparés par des espaces vacuolaires, véritables vésicules allongées.

B. **Fixation au liquide de J. de Laguesse. — Coloration de Galeotti.** — On constate chez le Lapin, le Chien et le Rat deux sortes de modifications.

1° *Apparition de vésicules dans la zone sus-nucléaire*; petites et très nombreuses.

2° *Disparition des stries rouges* de la base de la cellule ; ces stries sont remplacées par de fines granulations plus ou moins accolées encore en lignes sinueuses, séparées par des espaces clairs allongés; toute la zone sus-nucléaire est remplie de fines granulations rouges et vertes.

2. Polyurie intense. — A. **Fixation au Van Gehuchten-Sauer. — Coloration à l'hématoxyline-fuchsine acide.** — Les modifications de structures tendent à se généraliser, si la polyurie est de moyenne intensité; à côté de tubes très modifiés existent encore des tubes présentant soit l'aspect normal fermé, soit le type de polyurie légère. Par contre, si la polyurie est extrêmement marquée, les îlots modifiés sont très nombreux; parfois même les différences de structure entre îlots voisins sont minimes sur une seule coupe. Il semble donc que si l'alternance sécrétoire existe en cas de polyurie légère et moyenne, elle fasse défaut en cas de grande polyurie.

Les modifications sont extrêmement nettes et de même ordre chez le Lapin, le Chien et le Rat (Pl. V, fig. 3).

1° *Élargissement de la lumière.* — Cet élargissement est très

marqué, à tel point que la coupe paraît à un faible grossissement avec l'aspect d'une dentelle très régulière.

Il n'y a aucun élément à l'intérieur de cette lumière.

2° *Conservation de la bordure en brosse* dont les éléments sont nettement distincts; la ligne pointillée basale se discerne très nettement.

3° *Aplatissement considérable* de la cellule qui n'est plus représentée que par une mince bande de protoplasma vaguement granuleuse parallèle à la membrane basale.

4° *Modification nucléaire.* — Le noyau se couche parallèlement à la membrane basale; il s'enrichit en chromatine, devient opaque et noir, un peu irrégulier.

5° *Apparition des vacuoles* extrêmement nombreuses disséminées dans toute la cellule, la criblant de trous à la façon d'une écumoire; ces vacuoles sont souvent très volumineuses et donnent un aspect spongieux au protoplasma. On peut quelquefois voir ces vacuoles se cantonner surtout dans la zone sus-nucléaire et former là comme une ligne claire continue, étendue à tout le tube.

Dans deux cas même, où nous avions chez le Lapin, après avoir injecté de fortes doses de sucre dans les veines, irrité électriquement le pédicule rénal, nous avons pu voir de petites vacuoles écarter les brosses et venir crever à la surface de celles-ci dans la lumière du tube; il ne s'agissait là nullement de boules sarcodiques; la bordure en brosse était intacte, on voyait simplement, entre deux « poils » qu'elle écartait, s'immiscer une petite vacuole.

6° *Élargissement des espaces intertubulaires.* — En comparant les deux reins d'un même animal, l'un ayant été enlevé par néphrectomie préalable et l'autre au cours de la polyurie, tous deux d'ailleurs ayant été traités exactement de même par les réactifs fixateurs — on constate nettement qu'au cours de la polyurie les membranes basales des tubes contournés ne sont plus en contact et accolées, comme normalement, mais séparées par des espaces clairs, de surface variable, dans lesquels on aperçoit comme seuls éléments quelques rares cellules étoilées assez semblables aux cellules conjonctives. Au cours des grandes

polyuries, ces espaces peuvent atteindre des dimensions considérables, comparables à celles des tubes eux-mêmes.

B. **Fixation au liquide J. de Laguesse. — Coloration de Galeotti.** — Nous étudierons d'une part les vacuoles, d'autre part l'état des granulations (Pl. V, fig. 6).

1° *Les vacuoles* sont très nettes, souvent volumineuses, le plus souvent incolores, cependant nous avons pu dans certains cas, chez le Rat et chez le Lapin, constater à leur intérieur de grosses masses irrégulières comme rétractées et prenant la coloration verte; chez le Lapin, cette masse intravacuolaire était parfois colorée en rouge.

2° *Les granulations fuchsinophiles* sont tassées les unes contre les autres à cause des nombreuses vacuoles, ce qui donne au tube un aspect rouge assez marqué dans les espaces intervacuolaires. Chez le Lapin, dans les très grandes polyuries, les grains fuchsnophiles ont tendance à disparaître.

Quant au noyau, il semble devenir plus opaque et s'enrichir en grains verts.

C. **Examen à l'état frais.** — Nous avons contrôlé quelques-uns des résultats que nous venons d'indiquer par l'étude de reins, traités et coupés, par le procédé de la congélation et examinés sur fond noir suivant la technique indiquée plus haut, puis photographiés. En comparant les photographies ainsi obtenues avec celles du rein normal, nous avons retrouvé les grandes modifications topographiques que nous venons d'indiquer : abaissement des cellules, augmentation considérable de la lumière, vide d'éléments ; écartement des espaces intertubulaires.

B. *Modifications corrélatives des variations qualitatives de la sécrétion urinaire.*

a) Éliminations simultanément abondantes en eau et en cristalloïdes. — L'injection intra-veineuse de sucres, de sels, d'urée amènent chez le Chien et le Rat des polyuries aqueuses très abondantes et une élimination notable de la substance injectée. Le tableau histologique est alors celui que nous venons de décrire plus haut (en A). Il est à noter que, par un mécanisme

encore inexpliqué, les mêmes injections ne produisent pas toujours de polyurie chez le Lapin. Dans le cas où elles font défaut (voir le tableau de nos expériences) les modifications histologiques et cytologiques décrites ci-dessus manquent, elles aussi.

C'est surtout à la suite d'injection de sucres et de sulfate ou de phosphate de soude qu'apparaissent les vacuoles. Chez le Chien, elles sont peu abondantes à la suite d'injections de chlorure de sodium et encore rares à la suite d'injections d'urée. Chez le Rat, ces dernières injections en déterminent au contraire la production. L'administration de diurétiques (pilocarpine, théobromine, caféine), qui ne déterminent qu'une diurèse modérée, donnent lieu à des transformations histologiques correspondant à celles que nous avons décrites comme caractérisant les polyuries moyennes. Cependant, chez le Rat, le tableau est celui des grandes polyuries : après injection de théobromine, production de vacuoles nombreuses mais petites; de pilocarpine, apparition de nombreuses vacuoles, mais plus grandes, contenant souvent un amas coloré en vert par le vert de méthyle.

b) Élimination abondante en cristalloïdes mais pauvre en eau. — En injectant de petites doses de sucres, de sels, d'urée dans les veines, l'élimination de sels se produit, mais l'élimination aqueuse manque. On constate dans ces cas que la lumière du canal est plus large qu'à l'état normal; elle l'est moins que dans le cas des injections massives. Les espaces intertubulaires sont aussi bien moins dilatés. Par contre, les cellules sont *bourrées de vacuoles*. Nous aurons à insister sur l'importance de ce fait.

c) Élimination considérable d'eau, tenant peu de cristalloïdes en solution. — On peut produire de telles éliminations, en faisant ingérer, à la sonde, aux animaux, de grandes quantités d'eau.

Le protoplasma cellulaire syncytial est alors très bas; les striations basales de Heidenhain sont écartées; on ne trouve que de très rares vacuoles, la lumière du tube est large; les espaces intertubulaires sont élargis.

C. *Modifications corrélatives de la durée de l'hypersécrétion.*

I. *Les différents temps de l'hypersécrétion provoquée.* — Lors-

qu'on provoque une polyurie, et qu'on essaie de suivre les phénomènes histologiques dans leur développement soit en prélevant un rein avant l'injection, et l'autre au cours de la surdiurèse; soit en faisant, sur une série d'animaux, des néphrectomies plus ou moins longtemps après le début du phénomène observé, on constate la succession de modifications que nous allons grouper dans la description suivante :

Premier stade. — Déroulement des tubes contournés; décollement des brosses entre elles; multiplication des petites vésicules sus-nucléaires.

Les modifications sont celles que nous avons décrites comme apparaissant au cours des polyuries légères; ainsi que nous l'avons écrit plus haut : sur le rein normal, les tubes contournés forment un écheveau emmêlé, et la plupart d'entre eux sont coupés obliquement; au début de la sécrétion, et à mesure qu'elle s'accroît, le nombre des coupes transversales nettes devient de plus en plus grand : le tube se déroule donc. La lumière apparaît, mais encore stellaire : de ce fait, la brosse, qui n'était représentée au centre du tube que par une ligne arborescente, apparaît sur tout le pourtour de la lumière. Dans le protoplasma naissent un très grand nombre de petites vésicules localisées surtout dans la zone sus-nucléaire.

On peut observer ce premier stade 2 minutes après une injection massive de cristalloïde.

Deuxième stade. — Aplatissement des cellules; écartement des tubes; disparition des stries de Heidenhain; essaimage des granulations.

La lumière est ici bien nette, ronde, bordée par la brosse. — Les tubes s'écartent les uns des autres. — Les stries de Heidenhain s'effacent. Ce fait correspond sans doute, comme on le voit au Galeotti, à la disparition des filaments fuchsinophiles qui sont segmentés, et remplacés par des granulations fuchsinophiles de plus en plus fines. En même temps, on peut voir très nombreuses, disséminées parmi les précédentes, des granulations vertes probablement masquées auparavant par les filaments. A ce stade les vésicules deviennent plus grosses, pénètrent dans la zone sous-nucléaire; elles sont souvent orien-

tées en séries rectilignes, perpendiculaires à la membrane basale. Quelquefois les vacuoles sont très volumineuses et renferment une masse muriforme fuchsinophile ou colorée en vert par le vert de méthyle. A ce moment les *noyaux* deviennent plus opaques et s'enrichissent en grains verts.

Ce stade correspond aux phénomènes observables 10 à 15 minutes après l'injection.

Troisième stade. — Maximum de l'abaissement du protoplasma et de disparition des tubes. Vacuolisation complète du protoplasma.

A ce stade, qui correspond aux polyuries par injections de doses massives et répétées de cristalloïdes, le corps cellulaire n'est plus formé que par une bande cellulaire peu épaisse, la lumière est très grande, la bordure extrêmemt nette, les tubes très écartés, le protoplasma a l'aspect spongieux. Il est bourré de vésicules, ce qui lui donne une apparence claire caractéristique. Les grains fuchsinophiles ont tendance à disparaître.

A ce stade les cellules des tubes droits, qui normalement renferment des granulations fuchsinophiles, se vacuolisent; en même temps les granulations se raréfient. Ce fait est en harmonie avec les récentes constatations du professeur **Renaut**, touchant le rôle actif des tubes droits. Cet aspect est net 30 à 40 minutes après les injections massives.

A aucun de ces stades, on ne peut déceler de modifications du glomérule.

Quatrième stade. — Stade de réparation.

Si on prolonge l'observation, on voit que, même lorsque la polyurie a été très abondante, les modifications que nous venons de décrire disparaissent très vite. Sur les reins prélevés deux heures après l'injection, les modifications sont déjà moins nettes; vingt-quatre heures après, les vésicules ont disparu, les espaces intertubulaires ont perdu leur largeur; les cellules sont hautes; quarante-huit heures après, les tubes sont fermés, les bâtonnets de Heidenhain reconstitués, l'aspect est celui du rein à l'état normal. L'extraordinaire rapidité de cette réparation montre que, à l'inverse de ce qu'on pourrait supposer, le rein est un organe d'une plasticité remarquable.

II. *Les polyuries répétées.* — Dans ces conditions on devait se demander ce que devient la structure du rein lorsqu'on répète un certain nombre de fois les injections de façon à obtenir des polyuries successives.

Nous avons opéré sur le Lapin et sur le Chien. Les injections de sucres, de sels, ont été répétées à des intervalles variables soit pendant cinq jours, soit pendant huit jours, en injectant tous les deux jours de très fortes doses (jusqu'à 20 grammes par kilogramme chez le Lapin, jusqu'à 10 grammes chez le Chien); soit en plus d'un mois, en espaçant les injections (7 à 8 injections). Les reins ont été prélevés soit une heure, soit quarante-huit heures, soit cinq jours, huit jours ou quinze jours après.

A. — Lorsqu'on prélève le rein, en pleine polyurie, après la dernière injection, on constate les modifications suivantes :

a) *Fixation au Sauer. Coloration à l'hématoxyline ferrique.* — L'aspect général ressemble beaucoup à celui que nous avons décrit antérieurement au cours des polyuries répétées : tubes écartés; lumière des canaux large et vide d'éléments; bordure en brosse continue; nombreuses vacuoles dans le protoplasma, et particulièrement dans la région moyenne et supranucléaire de la cellule. Nous signalerons cependant l'aspect de certains tubes dont le protoplasma est beaucoup plus clair que celui des autres tubes : on n'y voit point de striation de Heidenhain et les limites cellulaires se laissent entrevoir beaucoup plus nettement que sur les tubes normaux. D'autre part, certains îlots tranchent sur le reste de la préparation et présentent des altérations de cytolyse du deuxième degré (raréfaction des granulations dans les régions sus- et périnucléaires). Certaines cellules des tubes droits présentent des vacuoles. Les glomérules paraissent normaux.

b) *Fixation au Laguesse J. Coloration de Galeotti.* — Nous retrouvons les mêmes modifications qu'au cours des polyuries simples : vacuoles contenant parfois de petites masses colorées en vert; granulations essaimées dans tout le corps cellulaire et non réunies en files. Mais certains tubes sont presque vides de granulations rouges, et on n'aperçoit plus que le réseau vert du protoplasma.

B. — Lorsque le rein est prélevé quarante-huit-heures après la dernière injection, les tubes ont repris presque leur aspect normal : lumière étroite, tubes serrés les uns contre les autres, absence presque complète de grandes vacuoles. Toutefois, les stries de Heidenhain ne sont pas nettes. Certains tubes se distinguent nettement des autres par leur aspect : ils présentent des figures de cytolyse.

C. — Lorsqu'on prélève le rein quinze jours ou trois semaines après la dernière injection :

a) Sauer-Heidenhain : les tubes sont fermés; pas de vacuoles; les stries de Heidenhain n'ont pas encore reparu; le protoplasma est moins dense qu'à l'état normal; il existe des îlots de tubes en cytolyse au deuxième degré.

b) Laguesse-Galeotti : les bâtonnets sont absents dans beaucoup de cellules qui présentent une structure uniformément granuleuse.

On voit donc que, dans l'ensemble, les polyuries répétées, provoquées par injections intraveineuses, semblent amener dans les cellules rénales des modifications de deux sortes : d'une part, des modifications *temporaires* corrélatives de la polyurie et tout à fait semblables à celles que nous avons décrites au cours des sécrétions urinaires exagérées; et, d'autre part, des modifications *plus durables* consistant en une modification générale de la structure cellulaire (disparition des stries de Heidenhain; raréfaction des granulations). Nous ne saurions affirmer d'ailleurs si ces dernières modifications sont définitives.

Quant aux lésions de cytolyse protoplasmique que nous avons signalées, et qu'on trouve au niveau de quelques tubes, nous ne sommes pas absolument autorisés à les considérer comme étant sous la dépendance de l'hypersécrétion elle-même; on sait que de semblables lésions sont produites par le passage de solutions salines de forte concentration (phénomènes dits d'osmonocivité), et aussi de substances toxiques provenant de la désassimilation des tissus.

IV. — Le rein au cours de l'anurie

Il est actuellement impossible d'obtenir l'anurie absolue d'un Mammifère pendant un temps suffisant. Il eût été intéressant d'étudier les reins d'un sujet en état d'anurie dite réflexe. Mais cet état ne se rencontre pas au laboratoire. Tout ce qu'on peut tenter — comme Sauer l'a fait en obligeant des Grenouilles à vivre hors de l'eau — c'est de restreindre la quantité d'urine éliminée.

Nous avons privé des Lapins de toute nourriture et de toute boisson pendant un temps allant jusqu'à six et huit jours. Il y a lieu de distinguer deux ordres de phénomènes. Les deux premiers jours l'urine est rare; mais l'animal encore normal maigrit peu; on sait qu'ensuite son urine devient acide et qu'il maigrit considérablement. Au début on constate simplement que les tubes urinaires sont presque tous fermés, les cellules hautes; les files de Hendenhain bien nettes, et que les vacuoles manquent complètement. Mais bientôt apparaissent des phénomènes évidemment pathologiques : ce sont des lésions de cytolyse du rein, sur lesquelles nous avons insisté ailleurs[1] et qui sont dues au passage de l'urine acide. Nous ne devons donc, dans la présente étude, tenir compte que des figures que présentent les reins, les premiers jours; et ce sont presque celles des reins normaux; l'absence de vacuoles seule les en distingue.

Conclusions.

Au terme de cette étude, nous allons tenter d'en grouper les conclusions; et nous essayerons de les interpréter.

I. — En ce qui concerne l'anatomo-physiologie du rein :

1° *Glomérules. Tubes droits.* — Dans les divers états sécrétoires, nous n'avons jamais vu de modifications des glomérules;

1. Mayer, Rathery et Schæffer, *Soc. de biol.*, 25 juillet 1908.

les tubes droits n'éprouvent de modifications que dans les cas de sécrétions extrêmement abondantes.

Ce sont les tubes contournés qui paraissent surtout modifiés au cours de la diurèse; et leurs modifications étant parallèles à celle-ci on a le droit de penser qu'ils jouent un rôle prépondérant dans la sécrétion urinaire.

Tubes contournés. — A l'état normal les tubes sont pelotonnés et serrés les uns contre les autres. Très rapprochés, les espaces qu'ils laissent entre eux ne sont que virtuels.

A l'état de sécrétion abondante les tubes se déroulent; ils s'écartent les uns des autres. Les espaces intertubulaires — c'est ce que montre le gonflement macroscopique du rein — sont remplis de liquide.

A l'état normal, les cellules des tubes sont, comme l'ont montré **Sauer**, **Disse**, etc., très hautes et accolées par leur extrémité interne. La lumière des tubes est inexistante ou très étroite. — Dans l'hypersécrétion les cellules diminuent de hauteur; la lumière s'élargit de plus en plus; la brosse devient de plus en plus nette. — Lorsque l'hypersécrétion est modérée, ces modifications se présentent seulement dans tels ou tels îlots de tubes. Dans les polyuries considérables, cette alternance fonctionnelle n'existe plus.

Nous avons donné ailleurs l'interprétation physiologique de ces constatations[1].

II. — En ce qui concerne la cytologie rénale :

A. *Protoplasma.* — Examinée fraîche sur fond noir, ou fixée par n'importe lequel des liquides fixateurs, la cellule des tubes contournés apparaît comme formée d'un protoplasma finement granuleux. La structure réticulée n'apparaît que lorsqu'on a fait disparaître artificiellement les granulations.

Mais ce qui caractérise surtout les cellules rénales des Mammifères, ce sont les stries basales de Heidenhain. Lorsqu'on emploie des colorations comme l'hématoxyline ferrique, elles se colorent comme le reste du protoplasma. Mais, après fixation par les réactifs osmiqués (surtout le liquide J. de Laguesse, si

1. *Journal de physiologie.*

faible en acide acétique) et coloration par la fuchsine, ces stries apparaissent comme des bâtonnets semblant bien résulter de l'agglomération de granulations fuchsinophiles plus ou moins allongées. Parfois (comme chez le Rat) ces granulations forment des amas épais, allongés.

B. *Inclusions. Éléments fuchsinophiles.* — Le protoplasma renferme de nombreuses granulations fuchsinophiles. A l'état d'oligurie elles semblent toutes agglomérées de façon à couvrir (ou à former) les stries de Heidenhain.

Éléments se colorant par le vert de méthyle : granulations. Il existe, semées dans le protoplasma, mélangées aux grains fuchsinophiles, de nombreuses petites granulations prenant le vert, comme le protoplasma.

Autres éléments. On ne rencontre, chez les Mammifères, ni graisse décelable par les réactifs usuels, ni chromatoïdes, ni grains de ségrégation[1].

C. *Vacuoles.* — Il existe toujours, au-dessous de la bordure en brosse, de très petites vacuoles difficiles à apercevoir si l'on n'emploie les grossissements de 2 800 à 3 000 diamètres, ce qui explique qu'elles ont échappé jusqu'ici aux observateurs. Ces éléments paraissent constants dans le protoplasma des tubes lorsqu'ils sont ouverts. On n'en trouve guère dans celui des tubes totalement fermés.

III. — En ce qui concerne la cytophysiologie.

1° *Stries de Heidenhain. Éléments fuchsinophiles.* — La sécrétion abondante s'accompagne toujours de la dislocation des stries de Heidenhain et de l'essaimage des granulations fuchsinophiles qui les forment (ou qui les couvrent) à travers le protoplasma cellulaire. Au cours des grandes polyuries, les granulations apparaissent parfois tassées en amas, ce qui tient

1. Ces éléments ont été décrits par **Tribondeau, Regaud et Policard**, chez certains Vertébrés à sang froid. Nous-mêmes les avons retrouvés et étudiés chez *Tupinambis Teguixin*. Nous n'avons pu les déceler chez les Mammifères, en employant les mêmes techniques. En ce qui concerne leur rôle dans la sécrétion, voir notre mémoire du *Journal de l'anatomie et de la physiologie*.

Les expériences dont nous rapportons ici les résultats sont antérieures aux récents mémoires relatifs à la coloration des graisses dans les tubes urinifères (**Regaud, Mulon**, etc.). Nous aurons l'occasion de revenir sur ces faits dans un travail ultérieur.

sans doute à un phénomène mécanique : la diminution de volume des cellules aplaties et vacuolisées.

Après des polyuries maintes fois répétées et abondantes, le nombre de ces granulations diminue.

2° *Granulations se colorant par le vert de méthyle.* — Elles suivent le sort du protoplasma, et leurs variations sont parallèles à celles des grains fuchsinophiles.

3° *Vacuoles.* — Les sécrétions abondantes de cristalloïdes dissous dans l'eau s'accompagnent toujours de la formation de vacuoles, dont le nombre et la grandeur sont en rapport avec l'intensité de la polyurie. — La polyurie aqueuse seule ne suffit pas à les faire naître; mais par contre leur présence va de pair avec l'excrétion des sels; elles naissent en abondance au cours de l'élimination des sels et des sucres, et, chez certaines espèces, de l'urée.

4° *Amas se colorant en vert.* — Au cours de l'hypersécrétion apparaissent des vacuoles dans lesquelles se trouvent des petites masses se colorant par le vert de méthyle. Elles ne sont volumineuses qu'après l'administration de pilocarpine.

Le rôle des différents éléments de la cellule rénale est actuellement bien malaisé à tracer. La polyurie aqueuse, le passage d'eau, modifie la cellule rénale, mais peu. Les stries de Heidenhain semblent seulement s'écarter. — Les variations s'accusent surtout au passage des substances dissoutes. Quels sont les éléments qui jouent un rôle dans ce passage? Il est impossible de savoir si la différence de répartition des grains fuchsinophiles et chlorophiles est l'indice de leur rôle dans la sécrétion ou le simple résultat d'un phénomène mécanique. Tout au plus, la diminution de leur nombre dans les très grandes polyuries souvent répétées pourrait impliquer qu'ils jouent un rôle actif. Mais le phénomène peut aussi s'interpréter comme le début de ce qui, poussé plus loin, serait la cytolyse, c'est-à-dire une destruction pathologique de la cellule; or, on constate cette destruction en continuant à produire des polyuries. Les modifications normales, c'est-à-dire complètement réparables, ne semblent impliquer ni variations quantitatives, ni variations qualitatives des granulations, mais seulement leur déplacement. C'est insuffisant pour préjuger de leur rôle.

Par contre, les formations qui paraissent toujours corrélatives de la sécrétion, ce sont les vacuoles. Peu marquées à l'état de sécrétion normale, elles augmentent et diminuent parallèlement à la polyurie. Leur rôle actif dans la sécrétion paraît donc évident.

Il nous faut, en terminant, insister sur ce fait que les cellules rénales des Mammifères sont susceptibles de se modifier considérablement et de revenir en très peu de temps à l'état primitif. Les déformations remarquables que produisent les grandes polyuries se réparent très vite. Les cellules rénales sont donc douées d'une grande plasticité morphologique

Dans les tableaux suivants on trouvera les protocoles résumés de nos expériences sur le Lapin, le Rat et de quelques-unes de nos expériences sur le Chien.

LAPIN.

NUMÉRO DE L'EXPÉRIENCE	SUBSTANCE INJECTÉE	DOSE INJECTÉE	SIÈGE DE L'INJECTION	POLYURIE PROVOQUÉE	POIDS	NOMBRE D'INJECTIONS	TEMPS AU BOUT DUQUEL FUT PRÉLEVÉ LE REIN	EXAMEN HISTOLOGIQUE DES TUBES CONTOURNÉS	
								Fixation au liq. Van Gehuchten col. hémat. ferriq. fusch. acide.	Fixation au liq. J. de Lagucsso. Coloration de Galeotti.
663	Glucose.	4 gr. dans 10 cc. eau.	Intraveineuse.	Nulle.	2 170	1	1 heure.	Tubes fermés, pas de vacuoles.	Rien.
673	—	10 gr. dans 20 cc. eau.	—	Nulle.	1 820	1	2 heures.	Tubes fermés, rares vacuoles sous la bordure en brosse.	Rien.
577	Saccharose.	30 gr. dans 50 cc. eau.	—	Abondante.		1	35 min.	Tubes très ouv., vac. nombr., espaces intertubul. élargis.	
578	—	50 gr. dans 50 cc. eau.	—	Abond^{te}.		1	2 min.	—	
621	—	50 cc. sol. à 25 p. 100.	—	Abond^{te}.		1	20 min.	—	
647	—	10 à 40 cc. sol. à 50 p. 100.	Intrapérit.	Minime.	2 060	6	20 min.	Modif. peu marquées.	
675	—	10 à 30 cc. sol. à 50 p. 100.	Intrav.	Moyenne.	3 280	6	20 min.	Tubes ouverts, vac. nombr., espaces intertub. très élargis.	
676	—	10 cc. sol. à 50 p. 100.	Intrav.	Moyenne.	1 415	7	9 jours.	Peu de modif.	Rien.
677	—	10 à 40 cc. sol. à 100 p. 100.	—	Intense.	1 945	4	1/2 heure.	Tubes très ouv., très nombr. vac., esp. intertub. très élargis.	Disparit. des bâtonnets, vacuoles nombreuses.
714	—	50 cc. sol. 50 p. 50.	—	Intense.		1	Immédiat.	—	—
715	—	—	—	—		1	—	—	—
723	—	—	—	—		8	15 jours.	Peu de modif., quelques tubes avec cytolyse 2.	
724	—	—	—	—		7	20 min.	Vacuoles nombr., tubes ouverts.	Disparit. des bâtonnets, vacuoles.
559 D	Lactose.	4 gr. par kilogr.	—	Moyenne.				Vacuoles, tubes ouverts, lumière large.	
665	Chlorure de sodium.	2 gr. 50 dans 10 cc. eau.	—	Nulle.	2 050	1	50 min.	Tubes fermés, pas de vacuoles.	Pas de modif. des bâtonnets, pas de vacuole.
669	—	10 gr. dans 50 cc. eau.	—	Abondante.	3 250	1	30 min.	Tubes très ouv., nombr. vac., écartement intertubul.	Disparit. des bâtonnets, vacuoles remplies de grains.

705	—	5 gr. dans 25 cc. eau.	—	—		1	Immédiat.	Tubes moyenn^t. ouverts, quelques vacuoles.	
707	—	15 gr. dans 25 cc. eau.	—	Moyenne.		1	Immédiat.	—	
708	—	60 cc. sol. à 20 p. 100.	—	—		1	—	Tubes moyenn^t. ouverts, pas de vacuole.	
680	Sulfate de soude.	10 gr. dans 30 cc. eau.	—	—	1 395	1	30 min.	Tubes très ouverts, nombr. vacuoles, espaces élargis.	Disparit. des bâtonnets, vacuoles renfermant des corps muriformes verts ou rouges.
691	—	3 gr. dans 20 cc.	—	Abond^te.		1	—	—	—
693	—	20 gr. dans 100 cc.	—	—		1	2 heures.	Tubes moyenn^t. ouverts, peu écartés, quelques vacuoles.	Disparit. des bâtonnets, quelques grosses vacuoles remplies de grains verts.
697	—	20 gr. dans 50 cc.	—	Moyenne.	1 865	1	30 min.	Tubes peu ouverts, écartés, disparit. des bâtonnets, pas de vacuole.	Disparit. des bâtonnets.
700	—	20 cc. sol. 40 p. 100.	—	Abondante.	2 000	2 en 2 heures.	20 min.	Tubes ouverts, nombr. petites vacuoles, écartement intertubul.	Disparit. des bâtonnets.
664	Urée.	7 gr. dans 20 cc.	—	Moyenne.		1	1 heure.	Tubes fermés, un peu écartés.	
674	—	10 gr. dans 20 cc.	—	Nulle.		1	1 h. 30.	Tubes déplissés, entr'ouverts, les bâtonnets sont séparés par des espaces clairs.	Disparit. des bâtonnets, petites vacuoles sous la bordure.
678	—	10 gr. dans 30 cc.	—	Abond^te.		1	Immédiat.	—	
694	—	15 gr. dans 75 cc.	—	—		1	30 min.	Vacuoles assez nettes, tubes moyenn^t. ouverts.	Disparit. des bâtonnets, vacuoles renfermant des grains.
699	—	20 à 23 cc. sol. à 30 p. 100.	—	Moyenne.	2 450	2 en 2 heures.	45 min.	Tubes assez écartés, fermés, pas de vacuoles.	Pas de vacuoles, quelques rares tubes n'ont plus de bâtonnets.
683	Phosphate de soude.	5 gr. dans 10 cc.	—	Moyenne.	2 410	1	30 min.	Tubes ouverts, écartés, vacuoles.	Disparit. des bâtonnets.
692	—	9 gr. 50 dans 10 cc.	—	—		1	—	Tubes ouverts, grosses vacuoles renfermant masses verdâtres.	Disparit. des bâtonnets, vacuoles renfermant de gros grains rouges.

LAPIN (*suite*).

NUMÉRO DE L'EXPÉRIENCE	SUBSTANCE INJECTÉE	DOSE INJECTÉE	SIÈGE DE L'INJECTION	POLYURIE PROVOQUÉE	POIDS	NOMBRE D'INJECTIONS	TEMPS AU BOUT DUQUEL FUT PRÉLEVÉ LE REIN	EXAMEN HISTOLOGIQUE DES TUBES CONTOURNÉS	
								Fixation au liq. Van Gehuchten col. hémat. ferriq. fuchs. acide.	Fixation au liq. J. de Laguesse. Coloration de Galeotti.
659	Pilocarpine.	3 centigr. de chlorhydrate dans 10 cc.	Intrapérit.		1 555	1	1 h. 30.	Tubes entr'ouv. déroulés, disparit. des bâtonnets, pet. vac.	Pas de modif. nette.
670	—	6 centigr. dans 12 cc.	—	Moyenne.	1 540	1	1 heure.	—	—
686	—	—	—	—		1	1 h. 20.	—	—
664	Caféine.	5 centigr. citrate de caféine dans 10 cc.	—	—	1 440		Immédiat.	—	Bâtonnets peu nets.
668	—	20 centigr. dans 10 cc.	—		2 040	2 en 2 jours.	4 heures.	Pas de modif.	—
685	—	20 centigr. dans 10 cc.	—	—			4 heures.	Tubes entr'ouverts, déroulés, disparit. des bâtonnets, vésicules assez vol.	Disparit. des bâtonnets.
666	Phloridzine.	1 gr. dans 20 cc.	—	Glycosique.	1 310	1	4 heures.	Tubes fermés, déroulés, légèrement écartés, quelques vacuoles.	
671	—	2 gr. dans 40 cc.	—	—	1 590	1	5 heures.	—	
684	—	1 gr.	—	—	2 105	2 en 2 jours.	5 heures.	—	Bâtonnets nets.
662	Théobromine.	Salicyl. soude } ãã 1 gr. dans 20 cc. Théobromine }	—	Nulle.	1 610	1	Immédiat.	Tubes écartés, petites vacuoles sous la bordure.	Bâtonnets peu nets.
667	—	Salicyl. soude } ãã 2 gr. dans 40 cc. Théobromine }	—	—	1 200	1	4 heures.	Tubes entr'ouv., déroulés, disparit. des bâtonnets, pet. vac.	—
682	—	Salicyl. soude } ãã 1 gr. dans 20 cc. Théobromine }	—	As. abondante.	2 150	2 en 24 h.	5 heures.	—	—
658	Eau.	40 cc.	Ingestion.	Nulle.	1 745	3	Immédiat.	Tubes ouv., peu écartés, pas de vacuole.	
672	—	20 cc.	—	Nulle.	1 745	3	1 heure.	—	
681	—	20-30-50 cc.	—	Abondante.	1 700	4 en 2 jours.	30 min.	Tubes ouv., peu écartés, peu de vacuoles.	

Rat.

NUMÉRO DE L'EXPÉRIENCE	SUBSTANCE INJECTÉE	DOSE INJECTÉE	SIÈGE DE L'INJECTION	TEMPS AU BOUT DUQUEL ON A PRÉLEVÉ LE REIN	EXAMEN HISTOL. DES TUBES CONTOURNÉS	
					Examen après fixation au Van Gehuchten. Coloration hématoxyline ferrique fuchsine acide.	Examen après fixation au Flemming. Coloration de Galeotti.
635	Saccharose.	4 gr. dans 10 cc. eau.	Veine porte.	25 minutes.	Tubes écartés. Protopl. bas. Vésicules très nettes, lumière volum.	Disparition des bâtonnets. Nombr. granulat. fuchsinoph.
632	—	—	—	23 minutes.	—	—
636	Urée.	2 gr. 70 dans 9 cc. eau.	—	25 minutes.	Peu de modification.	Peu de modification.
648	—	20 cc. de sol à 30 p. 100.	—	25 minutes.	—	—
637	Phloridzine.	1,10 dans 8 cc. eau.	Intrapérit.	2 heures.	Tubes entr'ouverts et écartés. Pas de vacuoles. Peu de modif.	—
638	Pilocarpine.	1 milligr. dans 4 cc. eau.	—	30 minutes.	Vacuoles énormes par îlots de tubes.	Grosses vacuoles remplies par des masses vertes irrégulières rétractées. Pas de bâtonnets.
651	—	5 milligr.	—	1 heure.	—	—
654	—	0,12 centigr. dans un cc. eau.	—	5 minutes.	—	—
657	—	0,25 centigr. dans 3 cc. eau.	—	5 minutes.	—	—
640	Caféine.	1 centigr. 5 dans 5 cc. eau.	—	Immédiat.	Tubes fermés. Pas de modif.	Pas de modification.
642	NaCl.	1 gr. dans 10 cc. eau.	Veine porte.	12 minutes.	Tubes très écartés, aplatis. du protopl., lumière énorme, vacuoles très nombr.	Absence de bâtonnets. Nombr. granulat.
655	—	4 cc. sol à 10 p. 100.	—	9 minutes.	—	—
643	Théobromine.	0,50 dans 1 cc. eau.	Intrapérit.	Immédiat.	Peu de modification.	Peu de modification.
649	—	0,25 dans 2 cc. eau.	—	24 heures.	Tubes fermés, nombreuses vacuoles renfermant masses irrégulières.	

Chien.

NUMÉRO DE L'EXPÉRIENCE	SUBSTANCE INJECTÉE	DOSE INJECTÉE PAR KILOGR. D'ANIMAL	SIÈGE DE L'INJECTION	NOMBRE D'INJECTIONS	NÉPHRECTOMIE UNILATÉRALE PRÉALABLE	TEMPS AU BOUT DUQUEL FUT PRÉLEVÉ LE REIN	EXAMEN HISTOLOGIQUE DES TUBES CONTOURNÉS. MODIF. PAR ILOTS. FIXAT. AU VAN GEHUCHTEN. COLOR. A HÉMATOX. FERRIQ. FUCHSINE ACIDE
558	Glucose.	4 à 5 gr. par kilogr. solut. à 50 p. 100.	Intraveineuse.	1		30 minutes.	Écartement intertubulaire, lumière vol., aplatis. du protopl., vésicules.
559 A	—	—	—	—		—	—
573	—	—	—	—		20 minutes.	—
574	—	—	—	—		45 minutes.	—
626	—	20 gr. dans 30 cc. eau. On injecte 1 gr. 75 par kilog.	—	—		40 minutes.	Pas d'écartem. intertub., vésicules. lumière moyenne.
561	Saccharose.	—	—	—		30 minutes.	—
577	—	—	—	—		A. 1er rein imméd. après injection. B. 2e rein 35 min. après injection.	A. Écartem. intertubul. très marqué, lumière vol., peu de vésicules. B. Même aspect, mais vésicules très nombreuses.
578	—	—	—	—	Néphrectomie.	2 minutes.	— mais peu de vésicules.
583	—	—	—	—	—	30 minutes.	Écartem. très marqué, lumière vol., nombreuses vésicules.
584	—	—	—	—		A. 10 minutes. B. 30 minutes.	A. — mais peu de vésicule. B. — mais très nombr. vésicules.
588	—	—	—	—		27 heures.	Lumière presque fermée, cellules hautes, pas d'écartem. intertubul., rares vesicules.
591	—	—	—	—		48 heures.	— pas de vésicules.
522	—	—	—	—		35 minutes.	Écartem. marqué, lumière très vol., vésicules très nombr., aplatissem. du protoplasma.

CHIEN (*suite*).

NUMÉRO DE L'EXPÉRIENCE	SUBSTANCE INJECTÉE	DOSE INJECTÉE PAR KILOGR. D'ANIMAL	SIÉGE DE L'INJECTION	NOMBRE D'INJECTIONS	NÉPHRECTOMIE UNILATÉRALE PRÉALABLE	TEMPS AU BOUT DUQUEL FUT PRÉLEVÉ LE REIN	EXAMEN HISTOLOGIQUE DES TUBES CONTOURNÉS. MODIF. PAR ILOTS. FIXAT. AU VAN GEHUCHTEN. COLOR. A HÉMATOX. FERRIQ. FUCHSINE ACIDE
593	Saccharose.	20 gr. dans 30 cc. eau. On injecte 1 gr. 75 par kilog.	Intraveineuse.	1		40 minutes.	Écartem. marqué, lumière très vol., vésicules très nomb., aplatissem. du protoplasma.
624	—	—	—	—	Néphrectomie.	1 h. 10.	—
810	—	—	—	5			Tubes fermés, congest. légère, dégén. graiss. par places, pas de sclérose.
559 B	Lactose.	—	—	1		30 minutes.	Écartem. marqué, lumière très vol., vésicules très nombr., aplatissem. du protoplasma.
560	—	—	—	—	—	—	—
571	Sulfate de soude.	—	—	—		22 minutes.	—
625	—	10 gr. dans 30 cc. eau.	—	—		45 minutes.	—
586	NaCl.	2 gr. 75 par kilogr.	—	—		30 minutes.	— mais pas de vésicules.
587	—	30 gr. dans 150 cc. eau.	—	—		—	— mais avec altérat. de cytolyse protoplasmique.
579	Urée.	4 à 5 gr.	—	—		—	Même aspect, q. 586.
572	—	—	—	—		—	—
585	—	30 gr.	—	—		90 minutes.	—
570	Caféine.	0,10 par kilogr.					Peu de modif.
590	Eau.	70 gr.	Ingestion par sonde œsophag. (Trois fois).			1 h. 10.	Écartem. marqué, cellules aplaties, pas de vésicules.

Explication de la planche V.

FIG. 1. — Rein de Lapin normal. — Fixat. au Van Gehuchten-Sauer. Colorat. à l'hématoxyline ferrique, fuchsine acide. Oc. Zeiss, comp. 12. Imm. hom. 1,5-1,30.

FIG. 2. — Rein de Lapin traité par des injections de pilocarpine. — Exp. 686; mêmes fixat. et col. que fig. 1. Polyurie moyenne. Oc. Zeiss, comp. 12. Imm. hom. 1,5-1,30.

FIG. 3. — Rein de Lapin traité par des injections répétées de saccharose. — Exp. 677. Polyurie énorme et répétée. Mêmes fixat. et col. que fig. 1. Oc. Zeiss, comp. 12. Imm. hom. 1,5-1,30.

FIG. 4. — Rein de Rat normal. — Fixat. au liq. J. de Laguesse. Col. de Galeotti. Oc. Zeiss, comp. 12. Imm. hom. 1,5-1,30.

FIG. 5. — Rein de Lapin normal. — Mêmes fixat. et col. que fig. 4. Oc. Zeiss, comp. 12. Imm. hom. 1,5-1,30.

FIG. 6. — Rein de Lapin traité par une injection intravein., phosphate de soude, grosse polyurie. Mêmes fixat. et col. que fig. 4. Exp. 692. Oc. comp. 12. Imm. hom. 1,5-1,30.

Le gérant : **P. Bouchez.**

Coulommiers. Imp. PAUL BRODARD.

RECHERCHES SUR LA SARCOSPORIDIE DU GECKO

(*Sarcocystis platydactyli* Bertram)

Par A. WEBER,
Professeur à l'École de médecine d'Alger.

Planche VI.

Bertram a signalé, chez des Geckos provenant de l'île Minorque, une Sarcosporidie parasite des muscles striés, qu'il a nommée *Sarcocystis platydactyli*. La description de l'auteur allemand est très sommaire, sans doute à cause du petit nombre d'exemplaires qu'il a eus à sa disposition. D'après lui, le parasite se présente sous forme d'utricules blanchâtres, allongés et ovalaires, dont la plus grande longueur atteint 2 millimètres et le petit diamètre 4 dixièmes de millimètre en moyenne. La Sarcosporidie est incluse dans des fibres musculaires striées, recouverte de sarcolemme et d'une mince couche de substance contractile. La cuticule du parasite est formée, d'après **Bertram**, de deux couches, l'une externe relativement épaisse, environ 9 μ, qu'il figure striée obliquement sans l'avoir jamais vue se décomposer en bâtonnets. De la membrane interne très mince partent des cloisons qui circonscrivent des alvéoles, où sont logés les *corps en faucille*. Ces sporozoïtes présentent dans leur partie moyenne des granulations colorables comme la chromatine nucléaire.

Depuis la description sommaire de **Bertram**, je ne sache pas que de nouvelles recherches aient été faites sur la Sarcosporidie du Gecko. Le parasite paraît rare chez ce Lacertien à Alger et dans les environs. Je ne l'ai trouvé jusqu'ici que chez un seul exemplaire de *Tarentola mauritanica* capturé à Alger même. Les utricules étaient fort nombreux, occupant tous les muscles les plus superficiels du cou, du tronc et des membres, comme

Bertram l'avait remarqué. Le Gecko infesté de Sarcosporidies présentait un assez grand nombre d'Ixodes disséminés sur son épiderme.

J'ai fixé un certain nombre de ces utricules dans du formol aqueux à 10 p. 100, dans l'alcool absolu et dans le liquide de Bouin. J'ai appliqué dans cette étude un certain nombre de colorations. C'est l'hématoxyline ferrique de Heidenhain qui m'a donné les résultats les plus intéressants que seuls je retiendrai dans ma description.

Les *Sarcocystis* que j'ai examinés sont tous, à peu de chose près, au même stade de développement. Leurs dimensions atteignent celles indiquées par Bertram. L'épaisseur de la cuticule n'est pas régulière, elle varie de 1 μ à 10 μ Je n'ai trouvé qu'une seule couche dans cette membrane, elle est formée par des prismes de section plus ou moins régulière (Pl. VI, fig. 2) plongés dans une substance légèrement teintée en gris très pâle par l'hématoxyline ferrique. Les prismes sont généralement colorés en brun jaunâtre par la méthode de Heidenhain. Ce sont les intervalles entre ces prismes que Bertram a figurés sous forme de stries obliques. La direction de ces formations cuticulaires est très remarquable. Ces bâtonnets parcourent obliquement la cuticule, se disposant de préférence suivant la longueur de l'utricule (fig. 5), et se terminant en groupes toujours très obliquement dirigés par rapport à la surface du parasite comme sur la figure de Bertram. Sur une coupe transversale du *Sarcocystis platydactyli*, ces prismes sont presque tous sectionnés perpendiculairement à leur direction (fig. 2). Lorsque la coupe de ces prismes est bien transversale, ils présentent une surface de section presque circulaire, légèrement anguleuse. Les prismes de la région moyenne de la cuticule sont les plus volumineux, les plus superficiels le sont un peu moins. En certains points, on distingue dans les couches les plus profondes de la cuticule des formations qui sont probablement de même nature que les prismes, mais qui sont fortement aplaties et difficilement colorables (fig. 4). En certains endroits, les prismes cuticulaires sont absolument incolores même après l'action prolongée de l'hématoxyline ferrique (fig. 4). A ce niveau, la limite externe de

l'enveloppe du parasite, déjà peu nette en d'autres points, devient tout à fait indistincte. Les fibrilles contractiles de la cellule musculaire parasitée s'engagent dans l'interstice des prismes les plus superficiels, sans qu'il soit possible de dire si ces fibrilles sont logées dans une anfractuosité de la paroi utriculaire ou bien sont incrustées dans l'épaisseur de la cuticule. On verra plus loin qu'au même niveau la fibre musculaire présente des altérations. Cette non-colorabilité des prismes utriculaires est-elle aussi un phénomène de dégénérescence, ou bien est-ce une transformation chimique locale de la paroi du parasite sous l'influence de produits de sécrétion des éléments du *Sarcocystis?* il m'est impossible de résoudre la question.

Malgré leur direction particulière au *Sarcocystis platydactyli*, les prismes que je viens de décrire sont bien les homologues des bâtonnets que **Bertram, Laveran et Mesnil, Vuillemin, Ferret**, etc., ont signalés chez différentes espèces de Sarcosporidies. Les réactions de colorabilité sont sensiblement les mêmes. Seulement chez la Sarcosporidie du Gecko, ces prismes sont passablement longs et possèdent une direction tout à fait particulière qui a son influence, on le verra plus loin, sur la disposition des fibrilles de la cellule musculaire parasitée.

Je n'ai absolument pas trouvé trace de la mince couche interne de la cuticule que signale **Bertram** chez les Sarcosporidies comme **Bütschli, Laveran et Mesnil**, et **Vuillemin**. Du côté interne la cuticule est limitée vis-à-vis du contenu de l'utricule par une mince ligne sombre qui ne paraît pas pouvoir constituer une seconde couche de la paroi du parasite. Je ne puis que confirmer l'opinion qu'exprimait dans ces Archives mon ami **P. Ferret**. Cette mince ligne sombre est vraisemblablement due à une grande différence de réfringence entre la membrane cuticulaire et le contenu de l'utricule, tandis que cette différence étant moins accentuée du côté de la substance musculaire, la ligne de démarcation est moins tranchée. Je n'ai pas retrouvé, chez *Sarcocystis platydactyli*, la ligne granuleuse qui limitait intérieurement la cuticule de *Sarcocystis tenella* dans un cas observé par **Ferret**, et reproduit dans la figure 8 de la planche qui accompagne son travail.

Chez tous les *Sarcocystis* que j'ai observés chez le Gecko, les cloisons intérieures de l'utricule viennent se fixer à la face profonde de la substance anhiste qui cimente les prismes de la cuticule. A ce niveau pas plus qu'ailleurs on ne peut distinguer cette seconde couche de la paroi utriculaire à laquelle ne correspond vraisemblablement pas la région profonde de la cuticule où se trouvent des prismes minces (fig. 4).

Le contenu de tous les utricules que j'ai examinés est identique. Les alvéoles limités par les minces cloisons intérieures sont complètement remplis de corps falciformes ou sporozoïtes.

Bertram n'a donné pour la Sarcosporidie du Gecko qu'une description très sommaire de ces formations; il se contente de signaler leur forme et quelques grains dans leur partie moyenne. On sait au reste peu de chose sur les sporozoïtes des Sarcosporidies. Leur origine est à peine connue et leur morphologie n'a fait l'objet que de peu de travaux. On tend à admettre que ces sporozoïtes résultent de la transformation des cellules qui remplissent au début tout l'utricule. Une partie de ces éléments primitifs persiste à la périphérie, chez *Sarcocystis tenella* du Mouton, directement sous la cuticule; ce sont de grosses cellules à cytoplasme clair, à noyau volumineux. **Ferret** les a représentées sur les figures 8, 10 et 11 de son travail. **Janin**, qui reproduit la planche de **Ferret**, les considère comme des éléments en voie de multiplication. Les utricules du *Sarcocystis platydactyli* que j'ai observés correspondent, au point de vue de l'état de la cuticule, à ceux du *Sarcocystis tenella* des figures 7, 8 et 10 du travail de **Ferret**, mais il n'y a aucune trace chez la Sarcosporidie du Gecko de ces cellules germinatives. De même je n'ai pas trouvé, dans les alvéoles centraux, une désintégration des corps falciformes telle que celle signalée par **Janin** chez *Sarcocystis tenella*.

Dans les utricules que j'ai examinés tous les sporozoïtes sont à peu de chose près au même stade de leur évolution.

Ces spores ont surtout été étudiées chez *Sarcocystis tenella*. **Laveran et Mesnil**, se servant de la méthode de coloration à l'hématoxyline ferrique, remarquent à l'extrémité légèrement pointue du sporozoïte une zone claire dans laquelle se trouve

une fine striation spiralée. **Pfeiffer** et **Van Eecke** seraient arrivés à faire sortir de la capsule le cil enroulé dans la spore; mais leurs observations sont mises en doute par **Laveran et Mesnil**. **Wasielewski** aurait observé la sortie très fugace de filaments d'une extrémité de ces corpuscules. Pour **M. Koch**, les mouvements de déplacement des corps falciformes de *Miescheria muris* peuvent se rapporter à la présence de formations ciliaires.

L'extrémité la plus arrondie de la spore renferme, d'après **Laveran et Mesnil**, une vacuole ovalaire visible à l'état frais; c'est le noyau. La méthode de Heidenhain permet d'y déceler un ou deux nucléoles. Dans la partie médiane de la spore il y a un assez grand nombre de grains colorables comme de la chromatine, très réfringents. On en trouve quelquefois entre le noyau et l'extrémité arrondie de la spore.

Janin a étudié les corps falciformes du *Sarcocystis* du Mouton sur des frottis colorés au bleu de Borrel et à l'éosine. Il signale une membrane très fine entourant le sporozoïte et des grains de chromatine isolés ou en chapelet dans le noyau. D'après **Janin**, les grains observés dans la partie moyenne de la spore par **Laveran et Mesnil** se retrouvent quelquefois dans toute l'étendue du cytoplasme. Avec la méthode employée il n'a pu mettre en évidence la structure striée et spiralée de l'extrémité pointue du sporozoïte.

J'ai étudié la spore du *Sarcocystis platydactyli* sur des coupes minces. Aussi, peu de ces éléments peuvent-ils ainsi être observés en totalité. Colorés par la méthode de Heidenhain, ils se présentent sous forme d'un petit corps allongé, très peu incurvé, de 4 μ de long sur 1 μ de large. Une des extrémités, la plus arrondie, renferme le noyau; l'autre, légèrement pointue, se colore assez électivement par les teintures acides telles que l'éosine. Toutes les spores ont une structure identique ou très voisine. Chez la plupart, le noyau limité par une mince membrane nucléaire, qui confine par ses faces latérales à la paroi de la spore, ne présente dans son intérieur qu'un granule central colorable par l'hématoxyline ferrique; ce nucléole nucléinien repose sur une charpente de linine assez nette. Dans la région moyenne des sporozoïtes se trouve une formation décrite par

Laveran et Mesnil, et **Janin**. Ce sont d'après ces auteurs des grains chromatiques et réfringents. Chez *Sarcocystis platydactyli* ces granulations sont irrégulières, situées aux nœuds d'un fin réseau cytoplasmique (fig. 3, *b* et *c*). Ces grains sont assez fortement teintés par l'hématoxyline et toute cette portion de la spore présente un aspect sombre dû à la présence dans différents plans des granules chromatiques. Cet aspect contraste avec celui de l'extrémité claire occupée par le noyau. Entre cette région spéciale du cytoplasme et l'extrémité acidophile de la spore se trouve une zone pâle du cytoplasme, dépourvue de grains colorables. Dans la zone teintée par l'éosine qui termine l'extrémité pointue du sporozoïte, j'ai observé[1] dans certains cas et avec difficulté un très fin filament enroulé en spirale, comme l'ont signalé **Laveran et Mesnil**; mais dans ce cas la spirale n'est pas serrée. L'une des extrémités de ce filament traverse la zone la plus claire de la spore (fig. 3, *b* et *c*) pour venir se perdre près de la zone granuleuse moyenne. Je n'ai jamais pu observer la terminaison de ce filament à son extrémité la plus profonde. Je ne saurais dire s'il est en rapport avec les grains de la région moyenne du sporozoïte et si ces granulations jouent un rôle dans la motilité de cette sorte de flagellum.

Quelques spores se présentent avec une structure un peu différente. Le noyau plus volumineux occupe l'extrémité arrondie (fig. 3, *a*). Il présente sur son réseau de linine un certain nombre de granulations chromatiques. La portion moyenne de la spore ne présente pas de grains colorables; la zone claire du cytoplasme est assez étendue; je n'ai pas pu mettre en évidence un filament à l'extrémité la plus pointue de la spore. A ce niveau il faut signaler une zone légèrement opaque qui se teinte d'une façon uniforme par l'éosine.

N'ayant eu à ma disposition que des utricules au même stade, je n'ai pu suivre les modifications de la cellule musculaire parasitée. Je noterai seulement ici les altérations que j'ai observées

1. Je me suis servi, pour préciser les images microscopiques, d'écrans colorés laissant passer une lumière presque monochromatique, rouge ou violette.

d'une façon constante. Ces modifications portent sur la disposition des fibrilles de la cellule et en certains points se compliquent de dégénérescence de ces éléments contractiles.

Dans toute l'étendue de la cellule musculaire occupée par le parasite la direction des fibres est très modifiée. Les unes restent longitudinales, les autres prennent une direction nettement transversale se redressant çà et là pour se continuer longitudinalement. Dans l'ensemble l'utricule du parasite est entouré d'une couche de fibrilles longitudinales, parallèles par conséquent à la direction générale des prismes de la cuticule (fig. 2 et 4). Au niveau des régions où ces prismes changent de direction pour se terminer tangentiellement à la cuticule, comme il a été dit plus haut, les fibrilles musculaires, continuant cette direction, viennent se terminer obliquement sur la paroi du kyste (fig. 1). Ces fibrilles forment ainsi des couches transversales qui s'entremêlent avec les zones longitudinales et occupent généralement une situation intermédiaire entre une couche externe longitudinale et une interne à même direction en contact avec le parasite (fig. 2). Il y a en somme de véritables tourbillons dans la direction des fibrilles musculaires d'une même fibre. Ce phénomène paraît sous la dépendance des causes qui déterminent l'orientation des prismes de la cuticule. Sans doute sous l'influence de l'accroissement de volume du parasite il y a des ruptures de fibrilles et une orientation nouvelle de ces éléments musculaires qui prennent, à certains niveaux (fig. 1), des points d'appui sur la cuticule du *Sarcocystis*.

A ma connaissance ce phénomène n'a jamais été signalé, les altérations proprement dites des fibrilles musculaires n'ont guère attiré l'attention des observateurs. **Laulanié** signale de la myosite interstitielle et la formation de nodules inflammatoires autour des gros utricules de la Sarcosporidie du Porc. Au niveau de ces nodules il y a des fibres musculaires qui présentent la dégénérescence hyaline.

Brouwier et **Firket** et nombre d'autres vétérinaires avaient aussi attiré l'attention sur des cas de myosite due aux Sarcosporidies, mais quelques observateurs tels que **Putz**, **Roloff**, **Schmidt**, **Röll**, admettent que ces parasites ne peuvent amener

de gène dans l'organisme que lorsqu'ils sont en nombre considérable dans les muscles. **Pluymers**, qui a étudié avec une grande attention les réactions du tissu musculaire et la production de myosite sous l'influence des Sarcosporidies chez les animaux domestiques, ne dit rien de l'altération de la fibre musculaire parasitée. Il décrit seulement d'une façon concise l'accroissement intracellulaire du parasite. L'utricule dissocie et repousse les fibrilles contre le sarcolemme; après avoir amené par compression la destruction de la substance contractile et même altéré les fibres voisines, la cuticule se rompt et les phénomènes inflammatoires apparaissent seulement à ce moment dans les fibres musculaires voisines.

Vuillemin a noté des vacuoles de dégénérescence dans la fibre musculaire qui englobe le parasite. **Ferret** observe que, pendant toute la période de développement du kyste, la cellule musculaire parasitée ne subit pas de changements bien profonds. La striation disparaît par places, mais dans la majorité des cas des fibrilles contractiles sont encore bien visibles avec tous leurs éléments. Quant aux noyaux ils ne paraissent pas présenter la moindre trace d'altérations. Autour des utricules plus développés la fibre musculaire forme une couche claire et granuleuse dans laquelle on ne peut déceler aucune trace d'éléments contractiles, mais les noyaux n'y présentent pas d'altération notable. **Bertram** avait déjà signalé chez le Gecko cette couche granuleuse et ses noyaux semblables à ceux des fibres normales.

Dans les fibres musculaires parasitées de Gecko que j'ai observées, les altérations proprement dites de la structure des fibrilles sont relativement peu abondantes. Ce n'est qu'en certaines régions assez bien localisées que se remarquent, à côté de fibrilles encore normales, les altérations successives de ces éléments. C'est surtout sur les faces latérales des utricules que s'observent ces altérations. Le disque mince des fibrilles disparaît (fig. 7). Les disques sombres s'homogénisent et prennent une forme globuleuse irrégulière. La fibrille s'élargit notablement et en certains points les granulations arrondies assez fortement colorables, dérivées des disques sombres, se fusionnent les unes avec les autres comme si la fibrille était en contraction, ou bien s'écartent irré-

gulièrement. En certains endroits, la fibrille prend un aspect uniformément gris, ne présentant çà et là que quelques taches plus sombres, dérivées vraisemblablement de quelques disques sombres. Une fragmentation des fibrilles en granulations de taille et de forme irrégulières paraît succéder à cette forme d'altération. Ces grains de dégénérescence, visibles à droite de la partie supérieure de la figure 7, présentent une affinité assez marquée pour l'hématoxyline ferrique. C'est le dernier terme que j'ai observé dans l'involution des fibrilles. Le sarcolemme et les noyaux des fibres musculaires parasitées ne présentent aucune modification notable pendant ces phénomènes. Les noyaux des fibrilles contenant le parasite sont seulement plus globuleux au niveau de la Sarcosporidie (fig. 6).

Un fait très intéressant, que j'ai signalé plus haut, c'est l'aspect de la cuticule du parasite au niveau des zones de fibres musculaires dégénérées; les prismes cuticulaires sont incolores et les fibres musculaires s'incrustent dans les parties les plus externes de l'utricule (fig. 4). Malgré ce fait qui pourrait laisser supposer une altération de la fibre musculaire et de la cuticule du parasite sous l'influence d'une même substance, je crois qu'on ne peut rapporter ces phénomènes d'altération qu'à une seule cause, la compression. Les zones altérées sont localisées uniquement sur les faces latérales du parasite au niveau des points où la compression est maxima.

Il est intéressant de rapprocher cette dégénérescence des fibrilles musculaires des observations qui ont été faites sur les altérations de la fibre musculaire striée sous différentes influences.

Schaffer, dans ses études sur la régression des fibres musculaires chez de jeunes embryons humains et de quelques Mammifères, admet que la destruction de la substance contractile est amenée par un phénomène analogue à la contraction physiologique. A cet état de contraction fait suite une fragmentation de la fibre en éléments libres, nus et annelés, les sarcolytes.

Je n'ai rien observé d'analogue à ce dernier phénomène dans la fibre du Gecko parasitée par la Sarcosporidie, mais la première transformation de la fibrille normale ressemble beaucoup, par l'épaississement des disques sombres et la disparition en

certains points des disques clairs, à un phénomène de contraction fibrillaire.

De même si le terme de l'involution que j'ai observée peut se rapporter à l'état de dégénérescence granuleuse signalée par nombre d'auteurs résumés par **Durante**, le début de cette dégénérescence granulaire présente quelques analogies avec celle que **Mercier** a signalée dans les fibres musculaires du Barbeau infesté par *Myxobulus Pfeifferi*. Au début de la dégénérescence la striation est encore visible, les fibrilles sont dissociées et un certain nombre d'entre elles se sont fragmentées et subissent la désintégration granuleuse. D'autres en masse compacte ont perdu leur striation et sont devenues homogènes. Tous ces détails se trouvent dans la fibre musculaire de Gecko altérée par les Sarcosporidies; mais il y a une grande différence : chez le Barbeau, les noyaux musculaires subissent des phénomènes de chromatolyse, dégénèrent rapidement et la fibre musculaire ne tarde pas à subir une involution totale.

Mes observations sur le *Sarcocystis platydactyli* peuvent se résumer dans les propositions suivantes :

1° Arrivée à un état de développement que l'on peut considérer comme complet, la Sarcosporidie du Gecko est caractérisée par sa cuticule. Cette enveloppe est formée d'une seule couche constituée par une substance dans laquelle sont plongés des prismes allongés colorables par l'hématoxyline et de direction générale longitudinale;

2° Les spozoroïtes de ce parasite ont une structure voisine de ceux du *Sarcocystis tenella*;

3° Les altérations de la fibre musculaire parasitée se ramènent à des changements dans l'orientation des fibrilles et à des dégénérescences granuleuses et localisées de ces éléments de la cellule contractile.

Index bibliographique.

BERTRAM. — Beiträge zur Kenntniss der Sarcosporidien nebst einem Anhange über parasitische Schläuche in der Leibeshöhle von Rotatorien. *Zoologische Jahrbücher*, Bd. V, 1892.

BROUWIER. — *Echo vétérinaire*, 1883 (cité par PLUYMERS).

BUTSCHLI. — Sporozoa. *Brown's Klassen und Ordnungen des Thier-Reichs*, Bd. I, Protozoa, Leipzig, 1882-1883.

DURANTE. — Pathologie du muscle, *in Manuel d'histologie pathologique* de CORNIL ET RANVIER, 3e édition, t. II, Paris, 1902.

FERRET. — L'évolution de la cuticule du *Sarcocystis tenella*. *Comptes rendus de la Société de biologie*, 1903.

FERRET. — Observations relatives au développement de la cuticule chez le *Sarcocystis tenella*. *Archives d'Anatomie microscopique*, t. VI, 1903.

FIRKET. — *Echo vétérinaire*, 1883 (cité par PLUYMERS).

JANIN. — Recherches sur la Sarcosporidie du Mouton. *Archives de parasitologie*, t. XI, 1906-1907.

KOCH. — Ueber Sarkosporidien. *Verhandlungen der 8. internationalen Zoologen-Congresses zu Berlin*, 1901.

LAULANIÉ. — *Revue vétérinaire*, 1884 (cité par PLUYMERS).

LAVERAN ET MESNIL. — Sur la morphologie des Sarcosporidies. *Comptes rendus de la Société de Biologie*, 1899.

MERCIER. — Les processus phagocytaires pendant la métamorphose des Batraciens anoures et des Insectes. *Thèse de Doctorat ès Sciences*, Nancy, 1906.

PFEIFFER. — Ueber einige neue Formen von Miescher'schen Schläuchen mit Mikro-Myxo- und Sarkosporidieninhalt. *Virchow's Archiv*, Bd. CXXII, 1890.

PLUYMERS. — Des Sarcosporidies et de leur rôle dans la pathogénie des myosites. *Archives de médecine expérimentale et d'anatomie pathologique*, 1896.

PUTZ. — *Archiv für pathologische Anatomie*, 1887 (cité par PLUYMERS).

RÖLL. — *Lehrbuch der Pathologie*, Die Miescher'schen, 1872 (cité par PLUYMERS).

ROLOFF. — *Archiv für pathologische Anatomie*, 1867 (cité par PLUYMERS).

SCHAFFER. — Beiträge zur Histologie und Histogenese des quergestreiften Muskelfasern der Menschen und einiger Wirbelthiere. *Sitzbericht. d. k. Akad. d. Wiss.*, Wien, Bd. CII, 1893.

SCHMIDT. — *Handbuch der Fleischkunde*, Leipzig (cité par PLUYMERS).

VAN EECKE. — *Jaarverslag laborat. v. path. anat. et bacter. Weltevreden*, 1891 (cité par LAVERAN ET MESNIL).

VUILLEMIN. — Le *Sarcocystis tenella*, parasite de l'Homme. *Comptes rendus de l'Académie des Sciences*, Paris, 1902.

V. WASIELEWSKI. — *Sporozoa kenunde*, Jena, 1896.

Explication de la planche VI.

Toutes les figures ont été dessinées à l'aide de la chambre claire Abbe avec projection sur la table de travail.

FIG. 1. — Coupe transversale de la paroi d'un *Sarcocystis platydactyli*; orientation transversale des prismes de la cuticule; direction identique des fibrilles musculaires. — (Obj. imm. apochrom. Zeiss 1,50/1,30. Ocul. comp. Zeiss n° 4.)

FIG. 2. — Coupe transversale de la cuticule au niveau d'une région où les

prismes sont orientés longitudinalement. — (Obj. imm. apochrom. Zeiss 1,50/1,30. Ocul. comp. Zeiss n° 4.)

FIG. 3. — Spores observées en totalité dans les coupes. — (Obj. imm. apochrom. Zeiss 1,50/1,30. Ocul. comp. Zeiss n° 18.)

FIG. 4. — Coupe transversale de la cuticule au niveau d'une zone où les prismes ne sont pas colorables. — (Obj. imm. apochrom. Zeiss 1,50/1,30. Ocul. comp. Zeiss n° 12.)

FIG. 5. — Coupe transversale d'un *Sarcocystis platydactyli* non loin d'une de ses extrémités. Orientation surtout transversale des prismes de la cuticule. — (Obj. apochrom. Zeiss 4/0,95. Ocul. comp. Zeiss n° 6.)

FIG. 6. — Noyaux de cellules musculaires : *a*, normale ; *b*, parasitée par une Sarcosporidie. — (Obj. imm. apochrom. Zeiss 2/1,30. Ocul. comp. Zeiss n° 18.)

FIG. 7. — Fibrilles musculaires altérées sous l'influence d'une Sarcosporidie. — (Obj. imm. apochrom. Zeiss 1,50/1,30. Ocul. comp. Zeiss n° 18.)

RECHERCHES
SUR LES GANGLIONS LYMPHATIQUES
DES OISEAUX

Par J. JOLLY.

(*Travail du Laboratoire d'histologie du Collège de France*).

PLANCHES VII A XI.

On sait depuis longtemps qu'il existe, sur le trajet des lymphatiques de quelques Oiseaux, des renflements que les anciens anatomistes avaient vus au moyen des injections vasculaires, mais dont la véritable nature n'a pu être démontrée que récemment, par l'étude microscopique.

C'est chez les Oiseaux qu'on voit ainsi apparaître, pour la première fois[1], des ganglions lymphatiques véritables, c'est-à-dire des organes lymphoïdes situés sur le cours de la lymphe.

Bien que les Oiseaux soient aujourd'hui considérés avec raison comme un rameau divergent de l'arbre généalogique qui aboutit aux Mammifères, la présence de rares ganglions

1. **Milne-Edwards** (1859, p. 485), après avoir décrit le système lymphatique des Crocodiliens, s'exprime ainsi : « Il est aussi à noter que chez les Reptiles on voit, pour la première fois, les lymphatiques de l'intestin, pendant leur trajet dans le mésentère, donner naissance à un de ces organes glandulaires que les anatomistes désignent sous le nom de *ganglions lymphatiques* et que nous trouverons en grand nombre chez les Mammifères », et dans la note qui accompagne ce texte, il ajoute : « M. **Owen** a constaté l'existence d'un ganglion lymphatique, à la racine du mésentère, chez le *Crocodilus acutus* ». Si maintenant, on se reporte à la description d'**Owen** (1831), on y trouve simplement ceci (p. 141) : « There is a lacteal gland at the root of the mesentery as large as the spleen », et dans son Anatomie comparée (1866, t. I, p. 461) il n'est pas plus explicite : « There is a compact gland-like plexus of lacteals at the root of the mesentery ». On n'est pas autorisé à voir là un organe lymphoïde.

Je ne sache pas que personne ait fait d'autres observations à ce sujet, et on peut conclure qu'aujourd'hui, chez les Reptiles, les ganglions lymphatiques restent encore à découvrir.

chez quelques espèces d'entre eux pouvait avoir un grand intérêt au point de vue de la morphologie comparée : on pouvait espérer rencontrer des structures plus simples que celles qu'on voit chez les Mammifères, et capables d'expliquer l'histogénèse et le fonctionnement de ces organes. C'est ce que nous montrerons en effet.

Historique.

C'est **Hewson** (1768) qui a donné le premier une description des ganglions lymphatiques des Oiseaux. Les ganglions sont placés sur le trajet d'un lymphatique cervical, à sa partie inférieure, et apparaissent comme un renflement fusiforme du vaisseau. **Hewson** semble n'avoir étudié que l'Oie. Sa description est accompagnée d'une bonne planche montrant chez l'Oie un seul ganglion, fusiforme, situé sur le trajet du lymphatique cervical, en dedans de la jugulaire et sur un plan un peu plus profond [1].

1. D'après **Milne-Edwards** (1859), la découverte des ganglions lymphatiques des Oiseaux n'appartiendrait pas à **Hewson** mais à **Hunter**. « Depuis la fin du XVIIIe siècle, dit **Milne-Edwards** (1859, p. 488, note 1) on voyait dans le Musée huntérien des préparations qui montraient ces organes chez la Poule et la Cigogne et qui avaient été faites par **J. Hunter** ». Mais s'agit-il réellement de ganglions? D'après la note de **Hewson** placée dans son mémoire cité (p. 220) il semble qu'il s'agisse simplement des lymphatiques cervicaux : « It is but doing justice to the ingenious Mr. **John Hunter**, to mention here, that these lymphatics in the necks of Fowls were first discovered by him many years ago ». (Ce n'est que rendre justice à l'ingénieux John Hunter que de reconnaître que les lymphatiques de la région du cou chez les Oiseaux ont été découverts par lui depuis plusieurs années). L'éditeur des œuvres de **J. Hunter** (1841) qui cite cette note de **Hewson**, ne parle que des vaisseaux lymphatiques et attribue à **Hunter** la découverte des vaisseaux cervicaux et à **Hewson** celle des vaisseaux lactés. Enfin, si on se reporte au Catalogue du Musée de Hunter, on y trouve, p. 21, sous les numéros 871 et 872, au chapitre des glandes lymphatiques, deux préparations anatomiques de **Hunter** concernant les lymphatiques des Oiseaux et dont la description est assez édifiante : « 871, Portions of the two carotid arteries from the neck of a Fowl (*Phasianus gallus* Linn.), with a number of absorbent glands, analogous to the glandulæ concatenatæ cervicales, accompanying the vessels » et « 872, A Portion of the œsophagus of a Crane (*Ciconia alba* Cuv.), and the arteriæ innominatæ, showing two lobulated glands, which are termed « lymphatic glands » in the M.S. Catalogue. They are situated upon the origins of the carotid arteries, and have been considered by some anatomists as analogous to the thyroid glands of Mammalia, and by others as analogous to the thymus » (Descriptive and illustrated Catalogue of the physiological Series of comparative Anatomy contained in the Museum of the Royal College of Surgeons in London, vol. II, London, 1834, p. 20, Lymphatic glands). Le M.S. Catalogue est le catalogue primitif de **Hunter**. On voit, d'après les citations, qu'il s'agit, sans aucun doute, du thymus et de la thyroïde.

Monro (1786) s'exprime à peu près comme **Hewson**. Chez les Oiseaux, « les lymphatiques du cou consistent généralement en deux grosses branches qui accompagnent les vaisseaux sanguins de chaque côté du cou... et le tronc commun qu'elles forment va, en suivant de près la veine jugulaire, traverser une glande lymphatique et se jeter de là dans la veine jugulaire » (p. 180).

Tiedemann (1810) semble bien avoir vu, comme **Hewson** et **Monro**, le ganglion cervical de l'Oie. Mais, de plus, il décrit chez l'Oie, le Canard et d'autres Oiseaux aquatiques, plusieurs glandes lymphatiques de la partie inférieure du cou et formant des lobes distincts. Cette partie de la description de **Tiedemann** se rapporte sans le moindre doute au thymus, formé chez ces Oiseaux de lobes distincts, placés superficiellement le long du cou. L'erreur de **Tiedemann** a eu certainement une influence sur les descriptions ultérieures et a contribué à obscurcir la question. **Magendie** (1819) cependant fait bien la distinction :

« Dans les Gallinacés, beaucoup de Passereaux, les Grimpeurs, les Échassiers, les Palmipèdes, l'appareil cervical qui correspond au thymus est composé de corps isolés, plus au moins nombreux, de volume et de forme variables, tantôt contigus et tantôt assez éloignés les uns des autres... Il me paraît probable, que les anatomistes, persuadés d'après **Hunter**, **Hewson** et **Monro**, de l'existence de glandes lymphatiques cervicales chez les Oiseaux, auront pris les organes que j'ai décrits pour ces glandes, qui en diffèrent pourtant sous une infinité de rapports, et qui d'ailleurs existent concurremment avec ceux-ci chez l'Oie et le Cygne, les seuls Oiseaux qui, jusqu'à présent, m'aient offert des traces du système lymphatique. »

Il s'explique plus amplement dans un mémoire ultérieur ou il dit avoir vérifié la description de **Hewson** chez l'Oie et le Cygne : « L'Oie et le Cygne sont les seuls Oiseaux qui offrent un appareil lymphatique de chaque côté du cou, terminé par une sorte de glande lymphatique qui communique directement avec la veine sous-clavière. Le Canard, qui présente tant d'autres analogies avec ces deux Oiseaux, n'en offre aucune trace. Mais tous les Oiseaux, sans exception, sont privés du système chyleux » (1821, p. 52).

Sur les deux derniers points, **Magendie** se trompait. Nous verrons que, chez le Canard, les ganglions lymphatiques sont tout aussi bien représentés que chez l'Oie. Quant à l'absence de chylifères chez les Oiseaux, c'est là une erreur que les contemporains de **Magendie** ont rectifiée.

En 1824 paraît l'important travail de **Lauth**. Bien que sa description soit incomplète, en ce qui concerne les ganglions, elle est assez exacte sur la question des lymphatiques; les figures sont intéressantes, et ce sont, en somme, les conclusions de ce mémoire fondamental qui ont été reproduites par la plupart des anatomistes qui ont suivi.

Lauth a étudié surtout l'Oie. Il dit aussi avoir examiné Dindon, Poule, Héron, Cigogne, Goéland, Canard. Comme il ne dit pas expressément avoir trouvé des ganglions chez ces Oiseaux, et que toutes ses descriptions se rapportent à l'Oie, on peut en déduire qu'il n'a vu de ganglions que dans cette espèce.

« Les principales différences des lymphatiques des Oiseaux d'avec ceux de l'Homme consistent... dans le défaut des glandes lymphatiques, à l'exception de quelques glandes situées à la partie supérieure de la poitrine, formées par les lymphatiques du cou et quelquefois par ceux des ailes. Ces glandes, qui offrent en général la même structure que celles de l'Homme, sont cependant un peu plus molles. Dans toutes les autres parties du corps, les glandes lymphatiques sont remplacées par des plexus considérables (p. 387). »

« Les lymphatiques de la tête se réunissent à ceux du cou, qui forment à droite et à gauche deux branches accompagnant la veine jugulaire et situées, l'une à son côté interne, l'autre à son côté externe.... Vers la partie inférieure du cou, ces vaisseaux... forment de chaque côté, une glande lymphatique située sur la veine jugulaire. Tantôt cette glande est formée par un tronc résultant de la réunion des deux branches externe et interne; d'autres fois, elle l'est par la branche interne seule, et dans ce cas, le vaisseau sortant s'unit bientôt à la branche externe des lymphatiques du cou (p. 395). »

La figure 2 (Pl. 25) de **Lauth** est conforme à cette description et représente les deux ganglions cervicaux, le droit et le gauche,

déjà figurés par **Hewson**. Mais, du côté gauche, la figure montre de plus (en *i*) un petit ganglion placé sur le trajet des lymphatiques qui accompagnent les vaisseaux axillaires et thoraciques. L'explication de la figure dit : « Glande lymphatique placée sur le poumon et traversée quelquefois par les lymphatiques des ailes. » **Fleury**, relevant l'imprécision des termes de cette explication, pense qu'ici **Lauth** a fait une confusion et a pris pour un ganglion une simple dilatation du vaisseau lymphatique. Nous montrerons plus loin que, dans des cas rares, on peut trouver un ganglion vers la terminaison des lymphatiques qui viennent du membre supérieur; il est probable que c'est celui-là qu'a figuré **Lauth**, mais, dans son dessin, le renflement ganglionnaire est situé beaucoup plus en dehors que je ne l'ai vu dans mes dissections.

Lauth ne parle pas d'autres ganglions, et ne dit rien, en particulier, des ganglions lombaires. Sur la figure 1 (Pl. 23) on voit, du côté droit de l'aorte, entre la naissance de l'artère fémorale et l'origine de l'artère ischiatique, un plexus lymphatique injecté qui se prolonge en bas, au-dessous de l'ischiatique. Mais **Lauth** n'a pas vu qu'il s'agissait là d'un ganglion. Ce plexus lombaire, qui, comme nous le montrerons plus loin, est un véritable organe lymphoïde, est représenté avec beaucoup plus de précision, par **Panizza** (1830) [fig. 1 de Pl. IX et fig. 1 et 2 de Pl. X]. **Panizza** le figure chez l'Oie comme un plexus de forme cruciale, qui embrasse la racine des artères fémorales et auquel aboutissent les lymphatiques qui accompagnent de chaque côté l'artère sacrée moyenne et les artères crurales. Bien que **Panizza** représente les ganglions lombaires comme des plexus, il désigne cependant ces organes sous le nom de glandes lymphatiques : « Glandula linfatica contornante l'arteria femorale profonda »; c'est donc lui qu'il faut considérer comme l'auteur de leur découverte. Ses deux belles planches sont consacrées uniquement aux lymphatiques de la région postérieure du corps; elles ne montrent pas les ganglions cervicaux. **Panizza** parle bien des lymphatiques du cou et dit qu'ils forment des plexus ressemblant à de petites glandes, et une de ses phrases laisse penser qu'il a pu prendre les glandules thymiques isolées pour

des ganglions[1]. Il ajoute enfin qu'il a obtenu les mêmes résultats chez le Canard, le Cormoran, le Héron, la Poule, le Faucon et le Vautour, et qu'il a retrouvé chez ces espèces, non seulement les ganglions cervicaux, mais aussi les ganglions situés aux côtés de l'aorte abdominale[2].

Entre le travail de **Lauth** (1824) et celui de **Panizza** (1830) se place le mémoire de **Lippi** (1825). La figure 5 de la Pl. VII, montre, chez l'Oie, l'abouchement du canal thoracique gauche dans les veines. Cette figure peut être considérée comme exacte, mais le ganglion cervical n'est pas représenté. La figure 3 (Pl. VII) montre également chez l'Oie, des lymphatiques situés dans le méso de l'intestin terminal, lymphatiques aboutissant à deux grosses glandes (*o,o*) que **Lippi** désigne, dans l'explication des planches, sous le nom de « glandule linfatiche alle quali fanno capo i chiliferi ». Ces deux glandes ne sont autres que les testicules, comme l'a déjà très bien montré **Fohmann** (1832). Cette erreur grossière n'est du reste pas la seule qu'on a pu relever dans le travail de **Lippi**.

Fohmann (1832), dont le mémoire concerne surtout les anastomoses entre le système veineux et le système lymphatique, signale en passant les ganglions cervicaux (p. 12) : « Chez les Oiseaux... l'on ne trouve, à l'exception de deux glandes lymphatiques situées au cou, que des rudiments de ces organes, consistant en poches ou plexus de vaisseaux lymphatiques. C'est ainsi que, lors de l'injection des lymphatiques des membres inférieurs de l'Oie, l'on remarque, à l'endroit où le petit tronc dans lequel s'insèrent ces vaisseaux entre dans la cavité abdominale pour se confondre avec le plexus lymphatique des reins, c'est ainsi que l'on remarque, disons-nous, un élargissement ou vessie de ce petit tronc.... J'ai trouvé une disposition analogue dans d'autres régions, chez des Oiseaux de plusieurs espèces (Butor, différents Oiseaux de proie).... Partout

1. « Ad eccezione di queste dodici glandule linfatiche alla base del collo, e quelle due poste ai lati del' aorta ventrale non ho mai trovato nel corpo del Oca altre glandale nelle quali mettessero capo i vasi linfatici » (p. 67).

2. « In tutti poi questi varj Uccelli sempre ho ritrovate quelle cinque o sei ghiandole per ogni parte del collo, e constatemente le due da me notate ai lati del' aorta ventrale circondandi l'arterie femorali profonde. »

où j'ai découvert de ces rudiments de glandes, je les ai vus entrelacés de nombreux vaisseaux sanguins très déliés, de telle sorte que, pour compléter la formation d'une véritable glande lymphatique, il ne fallait rien de plus qu'une matière animale pour opérer la fusion de ces vaisseaux. » Ce passage permet de penser que peut-être, à la suite de ses injections, **Fohmann** avait pu voir les ganglions lombaires de l'Oie, mais comme **Lauth**, et même comme **Panizza**, malgré le nom de glandes que ce dernier leur donne, il avait cru qu'il s'agissait là de simples plexus.

En 1835, **Reid** décrivant longuement un exemplaire unique de *Aptenodytes patachonica* (variété de Pingouin) conservé dans le rhum, signale, à propos des lymphatiques, l'existence de glandes fémorales, axillaires et bronchiales [1]. Il est plus que probable, étant donné les circonstances dans lesquelles a été faite cette recherche, qu'il ne s'agit pas de ganglions; le mémoire de **Reid** ne contient du reste ni figures, ni examen microscopique, ni véritable description.

A partir de cette époque, les auteurs se contentent de signaler les résultats de **Lauth**, sans toujours citer son nom. Les ganglions lymphatiques sont peu développés chez les Oiseaux, on n'en observe qu'à la région cervicale inférieure. Telle est la notion qu'on trouve simplement reproduite dans les traités de **Carus** (1835), **Meckel** (1837), **Cuvier** (1839), **Milne-Edwards** [2] (1859), **Leydig** (1866), **Owen** (1835 et 1866), **Gegenbaur** (1874), **Chauveau** (1879), **Colin** (1888), **H. Gadow** (1891). Certains, comme **Vogt et Yung** (1894), **H. Gadow** (1891), confondent dans une même description ganglions lymphatiques et follicules clos [3].

1. « The absorbent system is more perfect than in most Birds. Of the thoracic ducts, the left is the largest. There are a femoral and two axillary glands; also an extra pair of bronchial glands more than in the *Loon* or *Gull* » (**Reid**, p. 147).

2. **Milne-Edwards** (1859, p. 488) dit que chez les Oiseaux, les ganglions lymphatiques sont toujours en très petit nombre, et peu développés. Il ajoute (note 1) : « On en trouve, chez l'Oie, une paire à la partie inférieure du cou, et souvent, vers le haut du thorax, une autre paire dépendant des lymphatiques des ailes; mais leur disposition est très variable ». Cette remarque au sujet d'une seconde paire de ganglions semble être simplement la reproduction du texte de **Lauth**.

3. « Des ganglions lymphatiques, c'est-à-dire des glandes situées sur le trajet

Ainsi, à cette époque, on connaît, par les injections de **Hewson** et de **Lauth**, les deux ganglions cervicaux de l'Oie que **Magendie** a retrouvés chez le Cygne. On a oublié les plexus lombaires signalés par **Panizza** sous le nom de glandes. Il n'existe aucun examen microscopique.

En 1897, apparaît le mémoire de **Swale Vincent et Harrison** sur les glandes hémolymphatiques. Ces auteurs trouvent chez la Poule (*Gallus bankiva*), à la face postérieure de l'extrémité caudale du sternum, une petite glande sphérique de 1 mm. de diamètre. Ils en rencontrent d'autres dans la graisse revêtant la courbure de l'estomac (?), et à la face postérieure du rectum. Ces glandes paraissent constantes chez la Poule. Elles existent aussi chez la Dinde (*Meleagris gallopavo*). Elles ont, au microscope, l'aspect de glandes lymphatiques, mais sont remarquables par la présence de grands sinus lymphatiques remplis de sang. En raison de cette structure, observée aussi par eux dans les ganglions de certains Mammifères, **Vincent et Harrison** concluent à la nature spéciale de ces glandes qu'ils appellent : glandes hémolymphatiques. Leur mémoire ne contient aucune figure concernant les Oiseaux.

Nous aurons à nous expliquer plus loin sur la question des glandes hémolymphatiques. Pour le moment, nous n'avons qu'à marquer la place qu'occupe le mémoire de **Vincent et Harrison** dans l'histoire de la question. Or, il est, pour le moins, curieux que, signalant les résultats négatifs de leurs recherches sur les glandes hémolymphatiques de l'Oie et du Canard, ils ne disent pas un seul mot de l'existence de ganglions lymphatiques chez ces deux espèces d'Oiseaux, alors que ces ganglions sont pourtant beaucoup plus gros que les minuscules organes qu'ils décrivent chez la Poule. Ils ne semblent pas se douter qu'on connaît depuis un siècle, chez l'Oie, des organes lymphoïdes placés sur le trajet de vaisseaux lymphatiques; les travaux de **Hewson**, de **Magendie**, de **Lauth**, de **Panizza** leurs sont inconnus.

de la lymphe et destinées à former des corpuscules lymphatiques, n'existent pas, chez les Oiseaux, dans le mésentère... **Lauth** dit que, à part quelques glandes à la partie supérieure de la poitrine et quelquefois à la racine de l'aile, ces organes manquent chez les Oiseaux. Au contraire, il y en a de nombreux dans l'intestin de ces animaux » (**H. Gadow**, 1891, p. 814).

Si j'ajoute que jamais je n'ai trouvé, chez la Poule, les glandes spéciales dont parlent ces auteurs, on voit que, au moins en ce qui concerne les Oiseaux, le mémoire de **Vincent et Harrison** n'apportait aucune lumière sur la question qui nous intéresse et ne pouvait guère que la rendre encore plus confuse.

Le premier examen histologique des ganglions lymphatiques des Oiseaux est dû à **Vialleton et Fleury** (1901). Ces auteurs retrouvent chez l'Oie les ganglions cervicaux de **Hewson** et de **Lauth**, les examinent au microscope, démontrent leur nature ganglionnaire, observent que les sinus ne sont pas cloisonnés, qu'il n'existe ni substance corticale ni substance médullaire, mais que les follicules semblent distribués sans ordre dans la substance lymphoïde, disposition qui les conduit à considérer les ganglions des Oiseaux comme correspondant aux stades embryonnaires du ganglion des Mammifères. Dans son travail *in extenso*, paru ici même, **Fleury** (1902) donne le résultat de la dissection attentive de dix Oies. Il n'a jamais trouvé qu'un ganglion sur le trajet des lymphatiques cervicaux, de chaque côté, allongé, fusiforme, en arrière des troncs brachio-céphaliques qu'il dépasse en haut.

Fleury n'a jamais vu d'autre ganglion cervico-thoracique. Il n'a examiné que l'Oie. Il cite les glandules ou plexus signalés par **Panizza** dans la région lombaire, mais il ne les a pas étudiés (1902, Thèse, Addendum).

Depuis le travail de **Lauth**, les recherches de **Vialleton et Fleury** sont ainsi les premières qui nous aient apporté quelque éclaircissement sur la question; c'est à ces auteurs qu'on doit d'avoir démontré que les renflements, observés sur le trajet des lymphatiques par les injections, sont de véritables organes lymphoïdes.

Retterer (1902) signale chez l'Oie un ganglion cervical, « gros comme une forte tête d'épingle » situé en dehors de l'extrémité thoracique de la veine jugulaire. Chez le Canard, il a vu deux ganglions cervicaux : le plus petit est accolé à la paroi veineuse; l'autre, plus gros et long d'un centimètre, longe le nerf pneumogastrique. Chez le Canard, comme chez l'Oie d'après la description de **Vialleton et Fleury**, le ganglion est

formé par des nodules disséminés dans toute l'étendue de l'organe et reliés par des cordons cellulaires anastomosés. Chez le jeune Canard, le ganglion est formé d'un tissu lymphoïde compact, plein. Plus tard, le protoplasma subit une fusion partielle qui donne naissance aux cordons et au tissu réticulé. Parallèlement se poursuit un autre processus : la dégénérescence hémoglobique du corps d'un certain nombre de cellules. Le protoplasma périphérique disparaît, la cellule devient libre et forme un globule rouge nucléé. Comme chez les Mammifères, le ganglion lymphatique des Oiseaux, d'après **Retterer**, élabore donc des hématies.

A. Pensa (1907) publie un travail d'ensemble sur les ganglions lymphatiques de l'Oie. Il confirme les résultats de **Fleury**, mais de plus, donne une bonne description des ganglions lombaires, dont il démontre, pour la première fois, par l'examen histologique, la véritable nature. On trouve de plus, dans ce travail, une étude du développement des ganglions faite chez l'embryon d'Oie. Les résultats de cette étude du développement ne correspondent pas à ceux obtenus par **Retterer** chez le Canard. **Retterer** voyait les ganglions d'abord formés par une masse pleine, secondairement traversée par des sinus; pour **Pensa**, au contraire, le ganglion se développe chez l'Oie par le cloisonnement d'un vaisseau lymphatique; la paroi du vaisseau et le mésenchyme voisin forment la capsule et les cordons; les sinus résultent de la subdivision de la cavité primitive en cavités secondaires.

On voit par cet exposé historique, que, malgré quelques intéressants travaux parus dans ces dernières années, ceux de **Vialleton** et **Fleury** et de **Pensa** particulièrement, il reste beaucoup à faire sur la question qui est l'objet de ce travail. D'une part, l'Oie domestique, parce que c'est un Oiseau volumineux et banal a été à peu près le seul animal étudié; d'autre part, les ganglions de la base du cou sont seuls bien connus, et même au sujet de leur nombre et de leur disposition anatomique, on n'est pas encore bien fixé. Enfin, malgré les descriptions histologiques qu'ils en ont donné, les auteurs cités plus haut n'ont pu trouver dans la structure de ces organes une disposition

type permettant de faciliter la manière de comprendre les ganglions lymphatiques en générale. Nous verrons cependant que cette disposition existe [1].

Objets d'étude et technique.

Mes recherches ont porté sur une trentaine d'espèces d'Oiseaux. Ces animaux n'ont pas été tous étudiés dans les mêmes conditions. J'ai naturellement pu obtenir vivants les Oiseaux de basse-cour : Poule, Pigeon, Dinde, Oie et Canard domestiques. Ces deux dernières espèces ont été la base de mon étude, particulièrement le Canard, moins coûteux que l'Oie et chez lequel les ganglions sont aussi bien et souvent mieux développés que chez l'Oie. J'ai disséqué dix Oies et trente Canards. J'ai pu aussi obtenir vivants quatre exemplaires de Canard musqué (*Cairina moschata*), deux Cygnes blancs (*Cygnus olor*) et quelques espèces d'Oiseaux de volière (Serin, Chardonneret, etc.). Pour beaucoup d'Oies et de Canards, l'âge était connu.

Un autre groupe d'animaux avaient été tués au fusil et étudiés aussitôt la mort (Perdrix, Caille, Canepetière, Alouette, Pic, Pie, Chouette chevêche, etc.). D'autres animaux tués au fusil m'avaient été envoyés de loin dans un état de conservation variable (Canards sauvages, Sarcelles, Flamants, Hérons, Butor, Goéland, etc.). Enfin, un dernier groupe comprend des animaux morts spontanément, qui m'avaient été envoyés aussitôt, en parfait état, et que je dois à l'amabilité de la direction du Jardin zoologique d'acclimatation (Cygne noir, Buzard, différentes variétés de Canards).

Pour certains Oiseaux, les résultats négatifs n'ont rien de définitif. Je dois dire cependant que j'ai retrouvé facilement la présence des ganglions chez des Canards sauvages et Sarcelles dans un état de conservation médiocre. Je suis donc porté à croire que les résultats négatifs tiennent souvent à l'espèce et non aux conditions de la recherche.

1. Les principaux faits contenus dans ce mémoire ont déjà été publiés dans des communications aux Congrès de l'Association des anatomistes, et à la Société de Biologie (1908 et 1909).

Quant à l'étude du développement, elle a été faite uniquement sur des embryons de Canard. J'ai eu aussi à ma disposition des embryons de Poulet et de Pigeon, mais chez eux, pas plus que chez les individus adultes de la même espèce, je n'ai trouvé trace de ganglions véritables.

J'ai réuni, dans un tableau d'ensemble les espèces examinées.

Palmipèdes.	
ALCIDÆ.	*Alca torda* L. (Pingouin).
COLYMBIDÆ.	*Colymbus auritus* L. (Grèbe oreillard).
	Podiceps nigricollis Brehm. (Grèbe à cou noir).
LAMELLIROSTRES.	* *Cygnus olor* L. (Cygne muet).
	* *Chenopis atrata* Lath. (Cygne noir).
	* *Anser cinereus* Meyer (Oie domestique).
	Branta bernicla L. (Oie cravant).
	* *Anas boschas* L. (Canard sauvage).
	* *Anas domesticus* (Canard domestique).
	* *Anas acuta* L. (Canard pilet).
	* *Anas querquedula* L. (Sarcelle d'été ou commune).
	* *Anas crecca* L. (Sarcelle d'hiver).
	* *Cairina moschata* L. (Canard musqué ou de Barbarie).
	* *Casarca tadornoides* (Jard. et Selby) (Tadorne de l'Australie).
	Phœnicopterus roseus Pall. (Flamant).
LARIDÆ.	*Larus glaucus* Brünn (Goëland bourgmestre).
Échassiers.	
	Ardea cinerea L. (Héron cendré).
	Botaurus stellaris L. (Butor étoilé).
	Otis tetrax L. (Outarde canepetière).
Gallinacés.	
	Gallus domesticus.
	Perdix perdix L. (Perdrix grise).
	Coturnix coturnix L. (Caille commune).
	Meleagris gallopavo L. (Dindon).
Pigeons.	
	Pigeon domestique.
Grimpeurs.	
	Picus major L. (Pic épeiche).
Passereaux.	
	Pica pica L. (Pie commune).
	Alauda arvensis L. (Alouette des champs).
	Sturnus Vulgaris L. (Étourneau ou Sansonnet).
	Serin canari.
Rapaces.	
	Strix flammea L. (Chouette chevêche).
	Polyborus thorus Molina (Busard du Brésil).

1. Je dois ces déterminations à l'obligeance de **M. Ménégaux**, assistant au Muséum d'Histoire naturelle, dont on connaît la compétence en Ornithologie.

Les espèces marquées d'un astérisque sont celles chez lesquelles j'ai trouvé des ganglions lymphatiques. On voit immédiatement combien elles sont peu nombreuses et combien elles sont limitées à un groupe restreint : en effet, elles concernent uniquement un petit groupe de Palmipèdes, les *Lamellirostres*. Encore faut-il remarquer que je n'ai pas trouvé de ganglions chez tous les Lamellirostres que j'ai examinés. Tandis que ces organes existent, par exemple, chez différentes espèces de Canard, je n'en ai pas vu trace dans deux exemplaires d'Oie bernache. Sur deux exemplaires de Flamant, qui m'avaient été envoyés dans du formol[1] je n'ai pas trouvé de ganglions. Sur des animaux ainsi conservés dans un fixateur et chez lesquels il n'est pas possible de pousser d'injections, un résultat négatif n'a qu'une valeur très relative pour les ganglions du cou par exemple, mais une section de l'aorte permet toujours de reconnaître s'il existe ou non des ganglions lombaires analogues à ceux de l'Oie et du Canard.

Quelle est la raison de la présence des ganglions chez les seuls Lamellirostres? Le fait est-il en rapport avec la vie aquatique, avec la faculté de plonger, avec la résistance à l'asphyxie? Il est impossible de le dire pour le moment.

Pour découvrir les ganglions cervicaux, j'ai suivi à peu près la technique déjà recommandée par **Fleury**. L'animal est décapité et une ligature est placée sur le cou, près de la tête. On le fixe ensuite sur le dos; la peau est incisée suivant la ligne médiane du cou, de chaque côté du bréchet, puis, le long du bord de la fourchette, suivant une ligne demi-circulaire. On détache ensuite les masses musculaires qui s'insèrent au sternum en suivant de près la surface osseuse et on arrive avec précautions jusqu'à l'articulation scapulo-humérale, en ayant soin de ne pas blesser les vaisseaux axillaires et thoraciques dont la section répandrait du sang et modifierait aussi les rapports.

L'abdomen est incisé. Avec de forts ciseaux, on sectionne les côtes de chaque côté, le plus en dehors possible jusqu'aux vaisseaux thoraciques, qu'on ménage avec soin à leur sortie du

1. Et que je dois à l'amabilité de **M. Blanc**, naturaliste à Tunis.

thorax ; puis, la main gauche relevant avec précaution le plastron sternal, on détache au scalpel les brides fibreuses qui le rattachent aux organes thoraciques. Les os coracoïdes sont sectionnés à la pince coupante le plus loin possible en arrière, en ayant bien soin de ne pas léser les troncs veineux et artériels. On détache les muscles qui relient la trachée à la ceinture scapulaire. **Fleury** conseille de laisser la fourchette qui peut servir de point de repère pour marquer les limites du thorax et du cou. Je préfère en général l'enlever et la sectionner de chaque côté assez loin en arrière.

On cherche ensuite, de chaque côté de la trachée, les deux grosses veines jugulaires. On se garde de les dénuder. On cherche à voir, dans leur voisinage, les lymphatiques cervicaux. Il en existe ordinairement deux principaux, un interne et un externe pour chaque vaisseau. Si on ne les voit pas de prime abord, on peut tendre les lames conjonctives contenant la veine ; les lymphatiques se reconnaissent à leur transparence spéciale. Chez le Cygne, l'Oie, le Canard, ils se voient assez facilement. Les anciens anatomistes, après avoir sacrifié l'animal par section des carotides à la partie supérieure du cou, plaçaient les ligatures à la base du cou afin d'accumuler la lymphe dans les vaisseaux lymphatiques et de les rendre plus visibles à la dissection.

Pour mettre les ganglions en évidence, le meilleur procédé consiste à les injecter avec une masse colorée par piqûre directe dans l'afférent. Je me suis servi d'une solution saturée de bleu de Prusse dans l'eau distillée et aussi de masses chaudes au bleu de Prusse à la gélatine, suivant la technique de **Ranvier**.

L'injection était poussée à l'aide d'une seringue de Pravaz armée d'une fine aiguille d'acier à biseau court. On pique l'aiguille directement dans le lymphatique, vers le thorax, et assez loin de lui, afin de se réserver la possibilité de recommencer plusieurs fois la piqûre, si l'injection n'est pas réussie du premier coup. Lorsque la masse colorée passe dans le lymphatique, elle atteint rapidement, vers la terminaison de la jugulaire, le ganglion, qu'elle fait apparaître comme un simple renflement du vaisseau, plus ou moins allongé ; la masse arrive

facilement dans les veines par l'afférent. La facilité avec laquelle la substance injectée passe dans les veines est assez remarquable; elle s'explique par des dispositions anatomiques sur lesquelles nous insisterons plus loin. Les ganglions ainsi injectés sont fixés en entier dans le liquide de Müller pendant quelques jours, lavés, inclus dans la celloïdine et sectionnés. L'inclusion à la celloïdine est la méthode de choix pour ces pièces injectées : il est souvent avantageux d'avoir des coupes épaisses et ce mode d'inclusion permet d'obtenir rapidement, sur la même pièce, des sections en divers sens et en des points nombreux. On peut naturellement avoir des coupes sériées suivant une même orientation, colorées au picrocarmin et montées dans la glycérine.

Si l'on veut étudier de plus près, sur un ganglion injecté, les rapports du sinus et de la substance lymphoïde on peut fixer le ganglion par le formol à 10 p. 100 ou par le liquide de Zenker et faire des coupes minces après inclusion à la celloïdine; on colore par diverses méthodes, par exemple par l'hématéine et le mélange fuchsine acide picrique de van Gieson. On obtient ainsi des détails de structure colorés en même temps que la masse injectée est conservée dans les vaisseaux; mais, pour l'étude de la disposition générale des sinus lymphatiques, ces préparations ne valent pas les précédentes.

On peut aussi mettre en évidence les ganglions en injectant, de la même manière, un liquide fixateur, par lui-même coloré, comme ceux qui contiennent des sels de chrome, liquide de Zenker, liquide de Flemming, Zenker modifié suivant la technique de **Helly** (1903). Les ganglions reconnus sont enlevés et fixés en entier dans le fixateur qui a servi à l'injection, puis traités ultérieurement suivant la technique usuelle. C'est aussi par piqûre directe dans l'afférent qu'on pourra injecter dans le ganglion, pour observer l'endothélium des lymphatiques et des sinus, des solutions de nitrate d'argent, des masses à la gélatine au nitrate d'argent suivant la technique de **Ranvier**, ou encore le mélange picro-osmio-argentique de **Renaut**.

Lorsqu'on a déjà disséqué et injecté quelques animaux (Oies ou Canards) on arrive assez facilement à retrouver les ganglions

cervicaux sans le secours d'une injection. On peut alors les immerger directement dans le fixateur, qui conserve leur disposition normale; on peut, lorsque le ganglion est découvert, ne l'enlever qu'après avoir lié l'afférent et l'efférent, ce qui conserve aux sinus leur état de distension. Pour la fixation des ganglions non injectés, j'ai surtout utilisé le liquide de Zenker, le sublimé acétique, et le Flemming fort.

Retterer (1902) conseille, pour découvrir les ganglions, d'enlever toutes les veines de la région cervicale et de disséquer en épinglant sur le liège les organes [1]. Je n'aime pas ce procédé, qui détruit les rapports, et avec lequel on risque de manquer les ganglions. Il faut rechercher ceux-ci en laissant tous les organes cervicaux et thoraciques en place.

Lorsque les ganglions n'ont pas été injectés et qu'ils sont découverts par la seule dissection, il peut arriver qu'on prenne à la place d'un ganglion un lobule adipeux, une thyroïde accessoire, un lobule thymique, etc. Cette confusion n'est pas fréquente, parce qu'on a, pour se guider, le lymphatique souvent visible et sur le trajet duquel est toujours le ganglion, mais elle impose l'obligation d'examiner au microscope tous les ganglions découverts, et c'est une règle à laquelle, dans des dissections nombreuses, nous nous sommes toujours strictement conformé.

La découverte des ganglions lombaires est plus facile que celle des ganglions cervicaux; ils sont cependant connus depuis beaucoup moins de temps. Situés de chaque côté de l'aorte, entre la naissance des artères fémorales et celle des ischiatiques, il suffit donc pour les atteindre de mettre à nu

1. « Après avoir sacrifié l'animal par la section des artères fémorales, je détache le plastron sternal, l'os coracoïde et la fourchette: puis, la poitrine ouverte, j'enlève les troncs brachio-céphaliques et les carotides. Puis je glisse un morceau de liege sous la lame conjonctive qui relie la portion inférieure de la veine jugulaire et le nerf pneumogastrique. Après avoir épinglé sur le liège la portion de tissu comprise d'une part entre la glande thyroïde en haut et en dedans, la jugulaire en haut et en dehors, et de l'autre, la terminaison de la veine jugulaire et le pneumogastrique en bas, je détache avec les ciseaux tous les organes étalés sur le liège » (1902 *a*, p. 349).

« Je glisse un morceau de liège sous la lame conjonctive, longue de deux centimètres environ, qui relie la terminaison de la veine jugulaire et le nerf pneumogastrique. Sans toucher ni ouvrir aucun vaisseau de la poitrine, j'épingle cette portion de tissu conjonctif sur le liège et je la détache avec des ciseaux. Je fixe les tissus par le liquide de Zenker et je les débite en ensuite coupes sériées » (1902 *b*, p. 190).

cette région du vaisseau artériel. En ce point, l'aorte est située profondément entre les bords internes des reins, au niveau de leur portion céphalique, juste en arrière des glandes génitales. C'est là qu'il faut aller les écarter pour apercevoir l'origine des artères qui sont un point de repère facile. Entre les bords des reins, au-devant de l'aorte, se trouve une lame conjonctive sur laquelle vient s'insérer le méso qui rattache l'intestin terminal à la colonne vertébrale. Ce méso, outre les vaisseaux sanguins, contient toujours quelques lymphatiques très visibles, se rendant aux ganglions; il n'est pas difficile d'introduire une aiguille dans l'un d'eux et de pousser une injection qui remplit directement les ganglions. On aura aussi d'excellents résultats en piquant la membrane interdigitale. Par cette manœuvre, on injecte dans la membrane un beau réseau lymphatique d'où partent quelques vaisseaux qui suivent la région antérieure du tarse et se continuent, à partir de l'articulation tibio-tarsienne, par deux troncs importants, situés à la face antérieure de l'articulation et accompagnant la veine tibiale postérieure, collectrice des veines métatarsiennes, et se continuant elle-même avec la veine crurale.

Aussi, en poussant l'injection par la membrane interdigitale, c'est par les lymphatiques afférents fémoraux qu'on voit les ganglions lombaires s'injecter.

Les artères fémorales naissent de l'aorte presque à angle droit au point où le rachis présente en avant une saillie cruciale formée par le sacrum. Les ischiatiques se détachent de l'aorte, chez le Canard et l'Oie, à 3 ou 4 centimètres plus bas; elles sont d'un calibre plus gros et forment avec l'artère sacrée un angle d'environ 45 degrés.

Quelquefois, les bords internes des reins sont assez écartés l'un de l'autre; l'aorte, l'origine des branches artérielles, et les languettes ganglionnaires situées de chaque côté apparaissent tout de suite au-dessous de la lame conjonctive à laquelle s'insère la portion inférieure du mésentère. Plus souvent, les bords internes des reins sont très rapprochés; il faut les écarter, ce qui n'est pas toujours facile, et alors, enlever avec une pince de petits fragments de ces glandes jusqu'à ce que l'aorte

et les ganglions soient bien dégagés. Ceci fait, on sectionne les artères crurales et ischiatiques le plus loin possible de leur origine (à un centimètre et demi au moins), on sectionne l'aorte à deux centimètres au-dessous des fémorales, l'artère sacrée à deux centimètres au-dessous des ischiatiques et tenant l'aorte avec une pince, on la détache avec précautions, en s'aidant de la pointe d'un scalpel qui suit de près la surface osseuse. On enlève ainsi, tout d'une pièce, les segments artériels auxquels sont adhérents les ganglions. Si ceux-ci ont été injectés de bleu de Prusse, on fixe, et on inclut le tout dans la celloïdine, se réservant de diviser ensuite le bloc suivant les directions voulues. Si les organes n'ont pas été injectés, on les fixe entiers ou par fragments dans les différents réactifs. On peut naturellement, comme pour les ganglions cervicaux, injecter par les afférents d'autres liquides que des masses colorées, en particulier les liquides fixateurs que nous avons cités plus haut.

Les ganglions cervicaux et lombaires sont les aboutissants des lymphatiques des membres, de la tête et du tronc. Nous avons vu plus haut que quelques lymphatiques contenus dans la portion inférieure du mésentère aboutissaient aux ganglions lombaires. Mais d'une manière générale, si on veut injecter les lymphatiques viscéraux, on poussera l'injection soit directement dans les chylifères, soit le long des branches de l'artère mésentérique. Les lymphatiques qui accompagnent les artères viscérales vont s'unir aux vaisseaux afférents des ganglions lombaires, pour former, autour de l'aorte, un plexus lâche d'où partent les deux canaux thoraciques.

Description anatomique.

Je n'ai jusqu'ici rencontré de ganglions lymphatiques chez les Oiseaux qu'en deux régions : à la base du cou, où ils reçoivent les lymphatiques de la tête, du cou, du membre antérieur, de la paroi scapulaire et thoracique, et à la région lombaire, où ils sont les aboutissants des lymphatiques des membres postérieurs, de la partie postérieure du tronc, et où ils reçoivent

aussi quelques lymphatiques viscéraux. J'aurai donc à décrire des ganglions cervicaux et des ganglions lombaires.

Ganglions cervicaux.

Comme nous l'avons vu plus haut, **Fleury** n'a trouvé chez l'Oie qu'un seul ganglion de chaque côté, auquel il assigne une situation précise, sur le trajet des lymphatiques cervicaux, à une petite distance du confluent de la veine jugulaire, en dehors et au-dessous de la thyroïde, en arrière du tronc artériel brachio-céphalique, et reposant sur le poumon. **Retterer** (1902) admet, chez l'Oie, un seul ganglion, celui que décrit **Fleury**; par contre, il trouve chez le Canard deux ganglions, un supérieur et un inférieur, dont il ne précise pas le siège; il dit seulement : « le plus petit est accolé à la paroi veineuse ; l'autre plus gros et long d'un centimètre et davantage longe le nerf pneumogastrique ». **Pensa** décrit chez l'Oie un seul ganglion cervical de chaque côté auquel il assigne les mêmes rapports que **Fleury**. Enfin, ni **Fleury** ni **Pensa** n'ont retrouvé chez l'Oie le petit ganglion axillaire qu'on voit figuré dans une des dissections de **Lauth** en dehors du ganglion cervical, et au sujet duquel **Fleury** fait toutes ses réserves.

D'une manière générale, les descriptions précédentes sont exactes; mais l'existence de nombreuses variantes explique les contradictions apparentes et montre de plus qu'il ne faut pas chercher à assigner à ces organes des rapports invariables et absolument précis. Ce qu'on peut dire, c'est qu'on trouve presque toujours, chez l'Oie et le Canard, un ganglion allongé, sur le trajet d'un lymphatique, accolé à la face postérieure de la veine jugulaire, dans sa dernière portion. Si l'on veut être plus exact, on est obligé de décrire quelques dispositions principales :

1° Un seul ganglion de chaque côté de la base du cou, sur le trajet d'un lymphatique cervical principal, allongé, fusiforme, situé à peu de distance du confluent veineux. C'est le ganglion décrit et figuré par **Fleury**. Dans la figure de **Fleury**, le cou est très étiré, la distance qui sépare la thyroïde du cœur est trop

grande; le ganglion est trop éloigné de la thyroïde; en réalité, il dépasse largement en haut le tronc artériel brachio-céphalique et n'est pas complètement caché par lui.

Le ganglion est accolé à la face postérieure de la jugulaire, à la hauteur de la thyroïde ou plutôt un peu plus bas. Le plus souvent, l'extrémité supérieure du ganglion atteint la moitié ou le quart inférieur de la thyroïde; l'extrémité inférieure la dépasse largement en bas, en descendant plus ou moins près du confluent veineux. La thyroïde et le ganglion gauche sont quelquefois placés un peu plus hauts que les mêmes organes du côté droit, mais je ne crois pas qu'il s'agisse là d'une règle générale comme le veut **Fleury**. Le ganglion a la forme d'un fuseau très allongé, plus ou moins régulier; il a 10 à 15 millimètres de long et 3 à 5 millimètres de diamètre[1]. Son extrémité supérieure est, en général, moins effilée que son pôle inférieur qui se continue insensiblement dans l'efférent. Sa couleur est d'un jaune tirant légèrement sur l'orangé, ce qui le distingue de la teinte plus franchement jaune des lobules adipeux. Sa consistance est aussi plus grande. Il n'est pas rare de trouver le ganglion absolument rouge, surtout chez les animaux que l'on ne

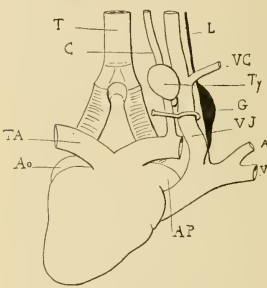


Fig. 1. — *Canard domestique.* — Ganglion cervical dans sa situation la plus fréquente. — G, ganglion; L, lymphatique afférent; VJ, veine jugulaire érignée en dedans pour laisser voir le ganglion qu'elle recouvrait; VC, veine cervicale transverse; Ty, thyroïde avec thyroïde accessoire au-dessous d'elle; A, veine axillaire; VT, veine thoracique; AP, artère pulmonaire; Ao, crosse de l'aorte; TA, tronc artériel innominé droit; C, carotide gauche; T, trachée.

1. **Retterer** (1902 a, p. 349) décrit le ganglion cervical unique de l'Oie comme « un point rouge ou rouge jaunâtre gros comme une forte tête d'épingle ». Il est bien rare que le ganglion cervical de l'Oie et du Canard soit aussi petit; je n'ai vu un ganglion aussi petit que dans les cas où il y avait quatre ganglions cervicaux.

dissèque pas aussitôt la mort. Cette teinte est due à la réplétion des sinus par du sang. Il est probable, comme nous le verrons plus loin, que ce sang reflue des veines par l'efférent.

Le ganglion est presque toujours situé exactement à la face postérieure de la jugulaire, à laquelle il est accolé, quelquefois

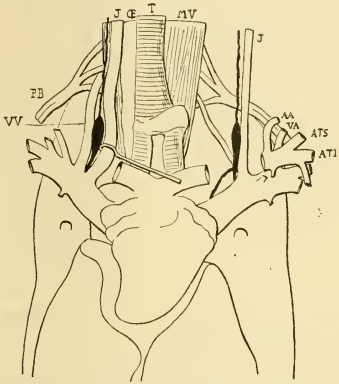


Fig. II. — Canard musqué (*Cairina moschata* ♂). — Figure montrant une disposition très habituelle des ganglions cervicaux. On voit nettement les rapports du ganglion droit avec la veine vertébrale et la veine jugulaire. On aperçoit le canal thoracique gauche qui s'unit à l'extrémité efférente du ganglion gauche. — T, trachée; J, veine jugulaire; Œ, œsophage; PB, plexus brachial; VV, veine vertébrale droite; la gauche est visible, mais beaucoup plus petite; MV, muscles prévertébraux; AA. artère axillaire; VA, veine axillaire; ATS, artère thoracique supérieure; AT1, artère thoracique inférieure.

si intimement, qu'une dissection minutieuse ne l'en sépare qu'avec difficulté. Il est quelquefois rejeté un peu en dehors ou en dedans. Du côté droit, la jugulaire, toujours plus volumineuse que du côté gauche, le recouvre le plus souvent tout entier. De ce côté, le ganglion affecte des rapports spéciaux avec la veine vertébrale. Cette veine, collectrice des veines rachidiennes, est ordinairement peu importante du côté gauche ou même n'existe pas. Du côté droit, au contraire, elle apparaît comme un gros vaisseau, aussi volumineux que la jugulaire,

sortant du rachis avec les branches du plexus brachial et descendant profondément sur le côté du cou, juste en arrière de la jugulaire qu'elle rejoint au confluent veineux. Le ganglion cervical droit, situé en arrière de la jugulaire, se trouve donc, le

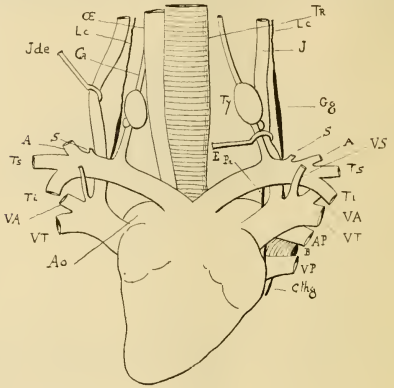


Fig. III. — *Oie domestique.* — Un long ganglion filiforme de chaque côté du cou. — Tr, trachée; Œ, œsophage; Ca, carotide; Ty, thyroïde, avec thyroïde accessoire située au-dessous d'elle; LC, lymphatique cervical, afférent du ganglion correspondant; Jde, jugulaire droite érignée en dehors; J, jugulaire gauche érignée en E, pour découvrir le ganglion qu'elle cachait; Ao, crosse de l'aorte; S, artère scapulaire (sterno-claviculaire ou sterno-acromiale); VS, veine scapulaire ou sterno-claviculaire; A, artère axillaire; VA, veine axillaire; VT, veine thoracique; Ts et Ti, artères thoraciques, supérieure et inférieure; Pn, pneumogastrique; AP, artère pulmonaire, branche gauche; B, bronche; VP, veine pulmonaire; Cthg, canal thoracique gauche, passant en arrière du pédicule pulmonaire.

plus souvent, placé exactement entre la veine jugulaire en avant et la veine vertébrale en arrière. Le bord externe du ganglion, et quelquefois une petite partie de sa face antérieure, dépassant la jugulaire, se trouve en rapport avec le feuillet postérieur du sac aérien thoracique, qui remonte en effet beaucoup plus haut, à 3 centimètres environ au-dessus de la fourchette. Enfin, en arrière de la veine vertébrale, on trouve accolée à la cage thoracique l'extrémité supérieure du poumon avec lequel le ganglion est ainsi en rapport indirect. Le sommet

du poumon remonte jusqu'à la première côte; il correspond à peu près au bord inférieur du plexus brachial et à l'extrémité supérieure de la thyroïde. Les rapports précédents montrent qu'au point de vue topographique, les ganglions, situés sur le trajet d'un lymphatique cervical, appartiennent au thorax.

Le ganglion est ordinairement placé sur le trajet d'un des deux lymphatiques satellites de la veine jugulaire. Quelquefois, les deux vaisseaux se réunissent au-dessus du ganglion qui se trouve ainsi placé sur le tronc commun provenant de leur confluence; quelquefois, il n'existe qu'un seul lymphatique principal satellite de la veine. Le ganglion peut aussi recevoir des afférents secondaires venus de la région scapulaire profonde, qui dans d'autres cas vont, au-dessous de lui, à l'efférent. Le lymphatique efférent se jette dans le confluent jugulaire; le plus souvent, il reste à la face postérieure de la jugulaire et se jette dans l'angle de réunion de cette veine au tronc veineux brachio-céphalique; plus rarement, il vient se jeter au côté interne du tronc veineux innominé. Fréquemment, il s'unit à la terminaison du canal thoracique du même côté.

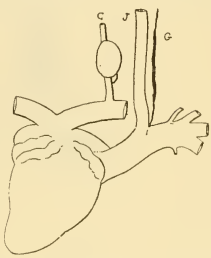


Fig. IV. — *Canard domestique.* — Long ganglion filiforme injecté par l'efférent. — G, ganglion; J, veine jugulaire gauche; C, carotide gauche avec thyroïde et thyroïde accessoire.

La disposition que je viens de décrire est la plus fréquente, chez l'Oie et le Canard (fig. I et II).

2° Un seul ganglion cervical de chaque côté de la base du cou, très long, atteignant et dépassant même 3 centimètres de longueur, mince et paraissant souvent n'être qu'un léger renflement du lymphatique cervical. Il peut atteindre en haut l'extrémité supérieure de la thyroïde et descendre en bas jusqu'au confluent veineux. Cette disposition n'est pas rare (fig. III et IV).

3° Deux ganglions cervicaux de chaque côté. L'un occupe la situation décrite en 1°; il est allongé et fusiforme; l'autre,

irrégulièrement globuleux, situé plus bas, sur le poumon, derrière le tronc artériel brachio-céphalique ou un peu au-dessous, se trouve en dedans de la jugulaire, ou accolé à son côté externe au niveau du confluent veineux ou à peu de distance. J'ai rencontré cette disposition chez l'Oie et le Canard domestiques, mais elle est certainement plus rare que les précédentes.

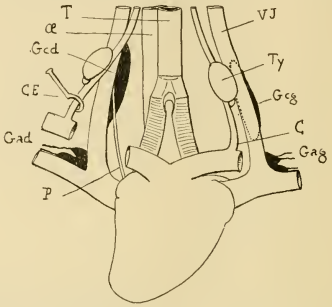


Fig. V. — *Cairina moschata*. — Deux ganglions cervicaux de chaque côté. — Gcg, ganglion cervical gauche; Gag, ganglion axillaire ou cervical inférieur gauche avec ses afférents venus de la région scapulaire; Gcd, ganglion cervical droit; Gad, ganglion axillaire ou cervical inférieur droit avec ses afférents; C, carotide gauche; Ty, thyroïde avec thyroïde accessoire; VJ, veine jugulaire gauche; T, trachée; Œ, œsophage; CE, carotide droite attirée en dehors après section du tronc artériel; P, pneumogastrique droit.

Elle était parfaitement représentée chez trois exemplaires de *Cairina moschata* L. Le ganglion cervical supérieur, fusiforme, était situé en arrière de la veine jugulaire, à peu près à la hauteur de la thyroïde. Le ganglion cervical inférieur apparaissait dans l'angle formé par la confluence de la jugulaire et du tronc veineux sous-clavier résultant de la fusion des veines axillaires et thoraciques; il était irrégulier, parfois formé de plusieurs petits nodules et recevait, du côté externe, plusieurs lymphatiques accompagnant les veines de la région axillaire et scapulaire. Ce ganglion est vraisemblablement celui qui a été figuré une fois par **Lauth**, sur le trajet des lymphatiques axillaires, mais je ne l'ai jamais vu si loin de la ligne médiane que le figure **Lauth** (fig. V et VI).

4° Un seul ganglion, mais en V ou en U, l'une des branches à peu près verticale et placée sur le trajet des vaisseaux lymphatiques cervicaux vers leur point d'abouchement, l'autre branche se rapprochant de l'horizontale et placée sur le trajet des lymphatiques axillaires et thoraciques. Le point de réunion des deux branches est logé dans l'angle externe résultant de la confluence de la jugulaire et de la sous-clavière; le ganglion, plus mince

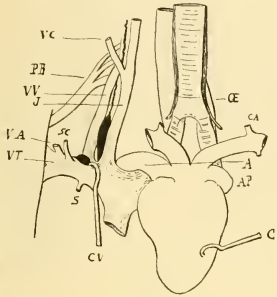


Fig. VI. — *Canard domestique.* — Ganglion cervical droit, dont on voit les rapports avec la veine vertébrale (VV) et la veine jugulaire (J); un crochet (CV) placé à l'abouchement de la vertébrale, découvre un petit ganglion, distinct du premier. Le cœur, C, fortement érigné en rotation à gauche, découvre la terminaison de la veine cave inférieure. VC, veine cervicale transverse, affluent externe de la jugulaire; PB, plexus brachial; VA, veine axillaire; VT, tronc commun des veines thoraciques; SC, veine scapulaire ou sterno-claviculaire; S, veine sternale (mammaire interne des auteurs); Œ, œsophage; CA, carotide; A, crosse de l'aorte; AP, artère pulmonaire.

en cet endroit, prend ainsi la forme d'un bissac (fig. VII). Cette disposition est, d'après mes dissections, la plus rare; elle est intéressante parce qu'elle représente la confluence des ganglions cervicaux et axillaires (cervical supérieur et cervical inférieur) décrits plus haut; ici, la confluence est exceptionnelle, tandis qu'elle est de règle à la région lombaire.

La disposition des ganglions, chez le même individu, n'est pas toujours symétrique; elle est souvent différente à droite et à gauche. Il est aussi des cas, rares, où, chez l'Oie et le Canard, on ne trouve pas de ganglion. Des ganglions peuvent évidemment

échapper à l'observation, mais je crois que cette absence, dans certains cas, est réelle. Il est cependant deux aspects spéciaux, qui, en dehors des fautes véritables dans la dissection ou l'injection, peuvent causer des erreurs, ce sont les suivants : ordinairement fusiformes, à section circulaire, plus rarement ovoïdes ou globuleux, les ganglions peuvent avoir la forme

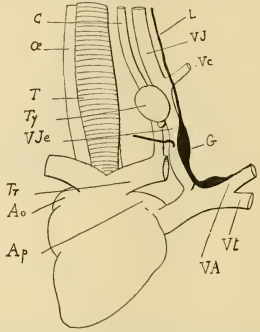


Fig. VII. — *Oie domestique.* — Ganglion cervical gauche en forme de bissac. — G, ganglion; L, lymphatique cervical afférent; VJ, veine jugulaire; VJe, veine jugulaire érignée en dedans au niveau du ganglion qu'elle recouvrait en partie; VA, veine axillaire; Vt, veine thoracique; C, carotide; Œ, œsophage; T, trachée; Ty, thyroïde avec thyroïde accessoire; Tr, tronc artériel innominé gauche; Ao, crosse de l'aorte; Ap, artère pulmonaire; Vc, veine cervicale transverse.

d'une très mince bandelette, parfois membraniforme. Que les vaisseaux aient été un peu fortement étirés, les lames conjonctives trop tendues, et ce ganglion, mince, membraneux, transparent, pourra passer inaperçu. Il suffit, du reste, d'être prévenu de cette cause d'erreur pour l'éviter. J'ai dit plus haut que le ganglion pouvait être très mince; dans certains cas même, je l'ai vu d'un diamètre, qui, à l'œil nu, ne semblait pas dépasser celui du lymphatique cervical. Quelquefois, croyant couper le lymphatique afférent à une petite distance d'un ganglion fusiforme, je m'apercevais, à l'examen histologique, que la coupe présentait déjà la structure d'un ganglion. On com-

prend donc qu'un ganglion filiforme, injecté ou non, puisse échapper à l'observation.

La description précédente se rapporte à l'Oie domestique, au Canard domestique et au Canard de Barbarie (*Cairina moschata*).

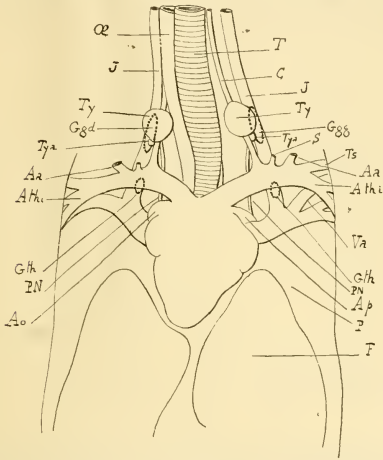


Fig. VIII. — *Oie domestique.* — Quatre ganglions cervicaux. — Ggd, ganglion supérieur droit; Ggg, ganglion supérieur gauche; Gth, ganglion cervical inférieur ou thoracique; Œ, œsophage; J, jugulaire; Ty, thyroïde; Tya, thyroïde accessoire; Aa, artère axillaire; Athi, artère thoracique inférieure; PN, pneumogastrique; Ao, aorte; T, trachée; C, carotide; S, artère scapulaire ou sterno-claviculaire; Ts, artère thoracique supérieure; Va, veine axillaire; Ap, artère pulmonaire; P, poumon; F, foie.

Chez le Canard sauvage (*Anas boschas* L.), le Pilet (*Anas acuta* L.), la Sarcelle (*Anas querquedula* L.), un Tadorne (*Casarca tadornoides* Jard. et Selby), j'ai trouvé, à la base du cou, un ganglion cervical ayant la même situation que chez le Canard domestique, en arrière de la veine jugulaire, juste au-dessous du niveau de la thyroïde (fig. X).

J'ai eu l'occasion de disséquer trois Cygnes : deux Cygnes

blancs que j'ai eus vivants et en bon état, et un Cygne noir (*Chenopis atrata* Lath.) mort spontanément et qui m'avait été aussitôt envoyé gracieusement par la direction du Jardin zoologique d'acclimatation. Ce dernier animal présentait des lésions d'athérome des grosses artères et une tumeur péricardique sur la nature de laquelle je ne puis me prononcer pour le moment.

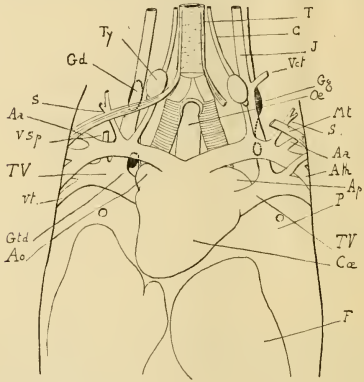


Fig. IX. — *Canard domestique.* — Quatre ganglions. — Gd, ganglion cervical supérieur droit; Gg, ganglion supérieur gauche; Gtd, ganglion cervical inférieur ou thoracique droit; le gauche est visible, en pointillé, au niveau du tronc artériel gauche. Mt, muscle sustenteur de la trachée; Cœ, cœur; TV, tronc veineux brachio-céphalique gauche; Vt, veine thoracique inférieure droite; S, artère scapulaire; Vsp, veine scapulaire; Vct, veine cervicale transverse. Les autres lettres comme dans la figure précédente.

Chez un premier Cygne (*Cygnus olor* ♂) il existait (fig. XI), du côté gauche, un ganglion principal situé en dehors de la jugulaire et un peu en arrière de celle-ci et des pneumogastriques, exactement au-dessus du niveau de la thyroïde, très haut par conséquent. Il était fusiforme, un peu aplati d'avant en arrière et avait un centimètre de long. Son extrémité inférieure atteignait exactement le niveau de l'extrémité supérieure de la thyroïde. Au-dessous de lui existaient trois petites masses nodu-

laires : la plus petite avait la grosseur d'un grain de millet, la plus grosse, les dimensions d'un grain de chènevis aplati d'avant en arrière. Ces petites masses se sont montrées, à l'examen microscopique, reliées les unes aux autres par des travées lymphoïdes et des sinus. Enfin, cet amas ganglionnaire se prolongeait en bas par une languette lymphoïde efférente extrêmement mince, ayant environ 3 millimètres de large; elle suivait le bord externe de la jugulaire, passait en arrière du tronc artériel brachio-céphalique et allait s'unir à la jugulaire un peu au-dessus du confluent veineux. Tous ces ganglions ont été injectés par piqûre dans un des lymphatiques cervicaux à la région supérieure du cou; tous ont été reconnus de vrais ganglions, à l'examen histologique. Il existait, chez ce Cygne, comme le plus souvent chez l'Oie et le Canard, deux lymphatiques cervicaux principaux, un externe et un interne par rapport à la jugulaire. L'externe était l'afférent du ganglion principal, l'autre, après avoir passé en arrière de la jugulaire, entrait en connexion avec le ganglion, passait au-devant de lui et devenait l'afférent d'un des ganglions situés plus bas. Enfin, la petite languette lymphoïde terminale recevait, de plus, des afférents venus du côté externe, de la profondeur du cou et de la région scapulaire.

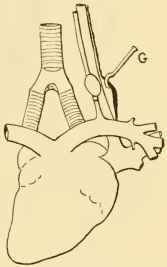


Fig. X. — Canard sauvage *Anas boschas* ♀). — Ganglion cervical gauche. Le ganglion, G, est attiré en dehors, pour le dégager de la veine jugulaire, en arrière de laquelle il se trouvait.

Du côté droit, de propos délibéré, les lymphatiques ne furent pas injectés. Une dissection attentive ne m'a fait découvrir qu'un seul ganglion. Il était fusiforme, un peu plus petit que le ganglion principal gauche, situé comme lui en dehors de la jugulaire, au-dessus du niveau de la thyroïde, un peu plus haut que le ganglion gauche.

Chez un deuxième Cygne blanc (*Cygnus olor* ♂) il existait, du côté gauche, un seul ganglion, placé sur le trajet d'un lympha-

tique longeant le côté externe de la jugulaire (fig. XII). Le ganglion était accolé à la face postéro-externe de la veine. Il avait 4 centimètres de long environ, son extrémité supérieure atteignait le tiers inférieur de la thyroïde, le ganglion se prolongeait

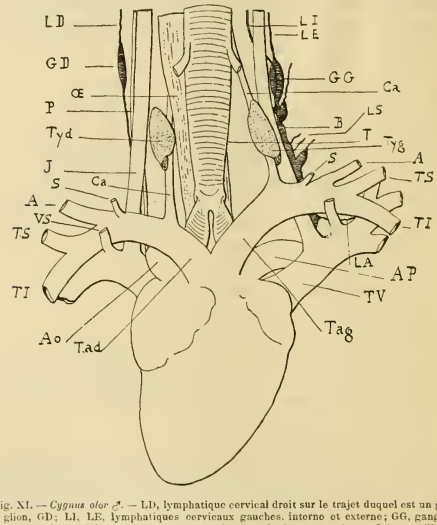


Fig. XI. — *Cygnus olor* ♂. — LD, lymphatique cervical droit sur le trajet duquel est un ganglion, GD; LI, LE, lymphatiques cervicaux gauches, interne et externe; GG, ganglion gauche; B, bandelette efférente recevant des lymphatiques scapulaires, LS, et axillaires LA; T, trachée; Œ, œsophage; Tyd et Tyg, thyroïdes, droite et gauche, avec thyroïdes accessoires au-dessous; Ca, carotide; J, jugulaire; S, artère scapulaire ou sterno-claviculaire; A, artère axillaire; VS, veine scapulaire; TS, TI, artères thoraciques, supérieure et inférieure; Ao, crosse de l'aorte; Tad, Tag, troncs artériels brachio-céphaliques droit et gauche; AP, artère pulmonaire; TV, tronc veineux gauche.

jusqu'au confluent veineux et contractait des rapports intimes avec la veine au niveau de l'angle supérieur de réunion de la jugulaire et du tronc veineux. Il recevait, vers son tiers moyen, juste au-dessous du tronc brachio-céphalique, le lymphatique accompagnant en dedans la veine jugulaire. Le ganglion était

irrégulièrement fusiforme et présentait à son extrémité supérieure deux petits renflements. Du côté droit, le ganglion était également placé sur le trajet d'un lymphatique longeant le bord externe de la veine jugulaire. Il commençait à peu près au

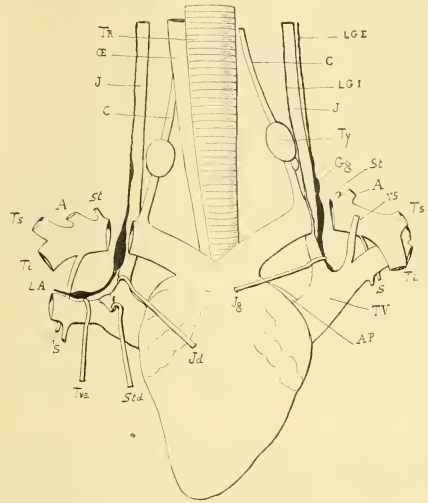


Fig. XII. — *Cygnus olor* ♂. — Tr, trachée; Œ, œsophage; C, carotide; Ty, thyreïde; LGI et LGE, lymphatiques gauches interne et externe accompagnant la veine jugulaire. J, Gg, ganglion cervical gauche; St, artère sterno-claviculaire; A, artère axillaire; VS, veine sterno-claviculaire gauche; Ts et Ti, artères thoraciques, supérieure et inférieure; S, artère et veine sternales (mammaires internes ou thoraciques internes ou costales des auteurs); TV, tronc veineux gauche; AP, artère pulmonaire; Std, veine sterno-claviculaire droite érignée en bas; Jd, Tve, jugulaire droite et tronc veineux droit, érignés en bas et en dedans pour montrer le ganglion, formé d'une masse principale sur le trajet du lymphatique cervical, et d'un nodule accessoire, recevant un lymphatique axillaire, LA. Jg, jugulaire gauche érignée.

niveau de la moitié de la thyroïde; il était formé d'abord par un petit renflement fusiforme, long d'un centimètre environ, auquel succédait plus bas une portion filiforme allant jusqu'au bord supérieur du tronc artériel. En arrière du tronc brachio-

céphalique, le ganglion se renflait de nouveau et formait un gros fuseau de 15 millimètres de long environ, accolé à la face postéro-externe de la jugulaire avec laquelle il contractait des adhérences intimes. En arrière du tronc veineux brachio-thoracique existait un petit ganglion fusiforme recevant du côté

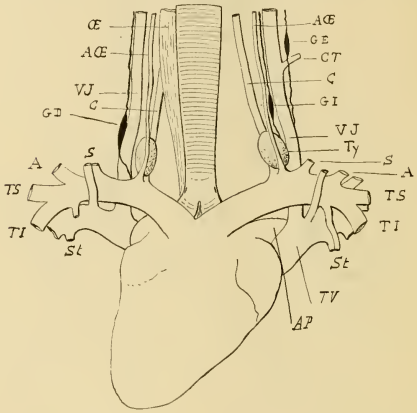


Fig. XIII. — Cygne noir (*Chenopis atrata* ♂). — Œ, œsophage; Aœ, artère longue œsophagienne; VJ, jugulaire; C, carotide; GD, ganglion cervical droit; S, artère et veine scapulaires ou sterno-claviculaires; A, artère axillaire; TS, TI, artères thoraciques supérieure et inférieure; St, vaisseaux sternaux; AP, artère pulmonaire; TV, tronc veineux; Ty, thyroïde; CT, veine cervicale transverse; GI, ganglion gauche, placé sur le trajet du lymphatique interne; GE, ganglion gauche placé sur le trajet du lymphatique externe.

externe un lymphatique axillaire; ce petit ganglion, correspondant au ganglion cervical inférieur que nous avons rencontré chez quelques Oies et Canards, était relié au ganglion principal par une petite bandelette lymphoïde. De ce côté, la disposition anatomique était donc, comme le montre la figure XII, semblable à celle que nous avons décrite chez le Canard et l'Oie sous le nom de ganglion en bissac.

Le troisième Cygne (*Chenopis atrata* ♂) présentait une disposition un peu différente et fort intéressante (fig. XIII) : du côté

gauche, il existait deux lymphatiques principaux, un externe et l'autre interne par rapport à la jugulaire. Chacun d'eux portait un petit ganglion fusiforme long de 7 à 8 millimètres. Le ganglion placé sur le lymphatique externe était placé très haut, à près de trois centimètres au-dessus de la thyroïde, juste au-dessus de la veine cervicale transverse. Le ganglion interne était plus bas, à quelques millimètres au-dessus de la thyroïde. Du côté droit, il n'existait qu'un ganglion, fusiforme, long d'un centimètre, placé au côté externe de la veine jugulaire, un peu au-dessus de la thyroïde. L'intérêt de cette dissection est dans la présence, exceptionnelle, d'un ganglion sur chacun des lymphatiques satellites de la jugulaire, du côté gauche. Comme on le voit sur la figure XIII, les deux glandes thyroïdes étaient placées très bas, et recouvertes par une longue artère destinée aux téguments et aux organes du cou, déjà décrite et figurée par **Gadow** et **Selenka** chez *Cygnus olor* (1891, Pl. LI, fig. 5) sous le nom d'œsophagienne inférieure. Les thyroïdes étaient exactement placées dans l'intervalle laissé libre entre l'origine de cette artère en avant et l'origine de la carotide en arrière.

Tous les animaux chez lesquels je viens de décrire des ganglions appartenaient aux Palmipèdes lamellirostres. Je n'ai jamais jusqu'ici trouvé de ganglions en dehors de ce groupe.

Ganglions lombaires.

Panizza a décrit et représenté, au niveau de la région lombaire de l'Oie, des organes qui embrassent, de chaque côté de l'aorte, la naissance des artères fémorales, et qu'il considère comme formés par des plexus de vaisseaux lymphatiques. Ils sont déjà reconnaissables sur les figures de **Lauth** où ils sont dessinés comme des plexus lymphatiques. En réalité, il s'agit là de véritables ganglions, comme le montre l'examen histologique. **Lauth** ne fait aucune allusion à ces organes; nous avons vu plus haut que la description de **Panizza** était très succincte. **Fleury** cite **Panizza**, mais n'a pas étudié les ganglions lombaires. On en trouve pour la première fois une bonne description et une étude microscopique dans le travail de **Pensa** (1907).

A la même époque, et sans connaître le travail de **Pensa** paru dans un recueil peu répandu, je les étudiais chez le Canard et chez l'Oie et je donnais les résultats de mes premières recherches à la réunion de Marseille de l'Association des Anatomistes (Jolly, 1908).

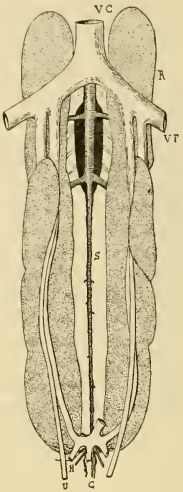


Fig. XIV. — *Canard domestique.* — Ganglions lombaires injectés par piqûre de la membrane interdigitale. — VC, veine cave inférieure avec les deux veines iliaques résultant de sa bifurcation; VF, veine fémorale, principale origine de la veine iliaque; R, rein; S, artère sacrée moyenne avec un lymphatique de chaque côté; H, artères et veines hypogastriques; U, uretère; C, artère et veine coccygiennes. Les deux veines qui s'aboucheat dans chaque veine iliaque après la fémorale sont, en dedans, la veine hypogastrique et en dehors, la veine rénale.

Les ganglions lombaires existent d'une manière presque constante chez l'Oie et le Canard domestiques. D'après mes observations, ils semblent pouvoir manquer, mais c'est très rare. Je les ai retrouvés chez le Canard sauvage (*Anas boschas* L.) le Pilet (*Anas acuta* L.) et le Cygne (*Cygnus olor*, *Chenopis atrata*). Chez l'Oie et le Canard, ils répondent à la disposition suivante : l'organe est formé de deux languettes glandulaires situées de chaque côté de l'aorte et apparaissant profondément dans l'espace qui sépare l'aorte du bord interne des reins, entre la naissance des artères fémorales et celle des ischiatiques. Ces deux languettes sont aplaties d'avant en arrière; elles ont la forme d'un triangle isocèle très allongé dont la base toucherait l'artère fémorale à sa naissance, dont le côté interne longerait l'aorte et dont la pointe viendrait s'appuyer sur la naissance de l'ischiatique. Le plus souvent, une autre masse glandulaire, beaucoup plus petite, apparaît dans l'angle supérieur formé par l'aorte et la fémorale. On voit quelquefois le ganglion se prolonger au-dessous des artères ischiatiques; dans ce cas, les languettes glandulaires qui apparaissent de chaque côté de

l'aorte, entre les fémorales et les ischiatiques, sont à peu près rectangulaires. Les petites masses glandulaires situées au-dessus des fémorales ne sont pas distinctes, mais reliées par des travées qui passent le plus souvent en arrière de la fémorale; il y a souvent fusion absolue; quelquefois, la naissance de la fémorale est complètement entourée de tissu lymphoïde.

En général, le ganglion lombaire droit est distinct du ganglion lombaire gauche; l'aorte les sépare. Ils sont seulement reliés par des anastomoses qui passent surtout en arrière de l'aorte. Quelquefois, des ponts plus ou moins larges de substance lymphoïde réunissent les deux organes, en arrière, ou plus rarement, en avant de l'aorte. L'indépendance plus ou moins complète de ces ganglions se reconnaît lorsqu'on les injecte par la membrane interdigitale. En piquant la patte droite, par exemple, on injecte le ganglion droit et il faut piquer la patte gauche pour remplir ensuite l'autre ganglion; dans d'autres cas, plus fréquents, le ganglion correspondant à la patte piquée s'injecte complètement le premier; puis, en continuant à pousser, on voit l'autre ganglion se remplir.

Les vaisseaux afférents sont nombreux : à l'extrémité inférieure arrivent les lymphatiques qui accompagnent l'artère sacrée moyenne et ceux qui suivent les ischiatiques; à l'extrémité des cornes latérales aboutissent les lymphatiques qui accompagnent les artères fémorales. Enfin, l'extrémité supérieure de chaque ganglion se continue avec un vaisseau afférent, situé de chaque côté de l'aorte, qui plus haut s'unit aux lymphatiques viscéraux pour former autour de l'aorte un plexus, origine des deux canaux thoraciques. L'afférent de chaque ganglion lombaire représente donc ainsi la principale origine du canal thoracique correspondant[1].

Par suite de ces connexions, les ganglions lombaires sont assez étroitement unis à l'aorte et à ses branches inférieures; aussi, comme nous l'avons vu plus haut, lorsqu'on veut les

1. D'après la description et les figures de **Panizza** chez l'Oie, le canal thoracique droit serait surtout formé par les afférents des ganglions lombaires et le canal thoracique gauche par les lymphatiques qui accompagnent les vaisseaux mésentériques.

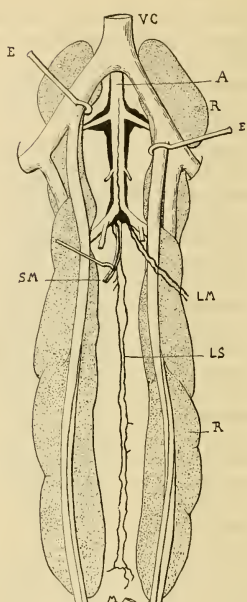


Fig. XV. — *Cygnus olor* ♂. — Ganglions lombaires injectés par des lymphatiques mésentériques, LM. — VC, veine cave bifurquée en deux veines iliaques; E, E, érignes écartant les bords internes des reins, les veines iliaques et hypogastriques pour montrer les ganglions lombaires; R, R, rein; SM, artère sacrée moyenne, sectionnée et attirée en dehors, pour montrer, en plus du lymphatique qui suit sa face ventrale, l'existence de deux lymphatiques, LS, qui l'accompagnent en arrière et qu'on voit aboutir aux ganglions lombaires; M, veine mésentérico-coccygienne; H, H, veines hypogastriques; C, veine coccygienne; U, U, uretères; A, Aorte.

enlever pour les fixer, ne peut-on les séparer des artères; il faut les retirer tout d'une pièce, avec l'aorte et l'origine des fémorales et des ischiatiques. Les ganglions sont recouverts par une lame conjonctive plus ou moins confondue avec leur capsule et sur laquelle vient s'insérer cette portion du mésentère qui relie l'intestin terminal à la région vertébrale. Ce méso contient des lymphatiques qui aboutissent aux ganglions, en des points variables de leur face antérieure; nous avons vu plus haut que, par piqûre directe dans un de ces lymphatiques mésentériques, on pouvait facilement injecter les ganglions.

La disposition que nous venons de décrire est assez constante; les variantes sont peu importantes; elles consistent surtout dans le fait que les ganglions s'étendent plus ou moins au-dessus et au-dessous

des fémorales. On peut observer aussi une certaine asymétrie, tenant par exemple au fait que les deux fémorales ne naissent pas exactement au même niveau. La disposition de ces organes, lorsqu'ils existent, est donc plus fixe que celle des ganglions du cou[1].

Fig. XVI. — *Cygnus olor* ♂. — Même préparation que fig. XV ; ganglions lombaires injectés vus par la face postérieure, dorsale. A, aorte, flanquée des deux efférents; F, artère fémorale : chaque artère fémorale est accompagnée de deux afférents; I, artère ischiatique accompagnée par des lymphatiques afférents ; LS, lymphatiques afférents accompagnant l'artère sacrée moyenne sur sa face dorsale ; R, artères rénales inférieures. Les petites artères qui se détachent de l'aorte, entre la naissance des fémorales et des ischiatiques, sont les artères rénales moyennes.

Chez le premier Cygne étudié (*Cygnus olor*), les ganglions lombaires répondaient à la description précédente, et ils étaient très bien développés. Il existait, de plus, au-devant de la racine de l'artère sacrée moyenne, entre l'origine des ischiatiques, une petite masse ganglionnaire et, sur le trajet des lymphatiques accompagnant les artères ischiatiques, de petits renflements qui, au microscope, avaient une structure lymphoïde.

Sur un deuxième Cygne muet, les ganglions lombaires étaient moins développés, mais ils répondaient encore nettement à la description que nous avons donnée.

Chez l'exemplaire de Cygne noir (*Chenopis atrata*), en examinant au microscope, dans le tissu conjonctif et adipeux accompagnant l'aorte, de chaque côté, entre l'origine des ischiatiques et des fémorales, on trouvait des restes de tissu lymphoïde, mais il n'y avait pas de centres germinatifs authentiques; ou bien le ganglion n'était qu'à l'état d'ébauche, ou plutôt, il était atrophié; il s'agissait, en effet, d'un animal présentant des lésions d'athérome et qui devait être âgé.

Sur le trajet des lymphatiques viscéraux, je n'ai trouvé,

1. Il est bon de remarquer toutefois que les ganglions de la base du cou semblent des formations plus constantes, si j'en crois les résultats donnés par la dissection de plusieurs Canards sauvages et Sarcelles où j'ai vu des ganglions cervicaux et pas de ganglions lombaires, tandis que je n'ai jamais observé l'inverse.

jusqu'ici, aucun ganglion. Aucun des auteurs cités n'en a fait mention à ma connaissance. Toutefois, **Stannius**, après avoir rappelé d'une manière assez vague l'existence des ganglions de la base du cou, s'exprime ainsi : « Cependant j'ai trouvé, dans le mésentère de la Cigogne, une glande blanche qui, selon toute apparence, était une glande mésaraïque ». Je n'ai pas eu l'occa-

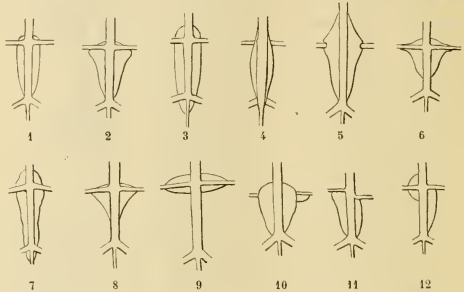


Fig. XVII. — Différents aspects des ganglions lombaires de l'Oie et du Canard; les premiers sont les plus habituels. — 1, 3, 4, 5, 6, 10, 11, 12, *Canard domestique*; 7, 8, 9, *Oie domestique*; 2, *Cairina moschata*.

sion de disséquer de Cigogne et je n'ai pu, par conséquent, vérifier le fait annoncé par **Stannius**[1].

A part quelques lymphatiques situés dans la portion inférieure du mésentère et venant de l'intestin terminal, à part quelques autres venant des organes contenus dans le bassin et en particulier des reins en suivant les artères rénales, et qui vont aux ganglions lombaires, les lymphatiques viscéraux aboutissent au plexus aortique, origine des canaux thoraciques. Ils suivent les artères principales, mésentérique supérieure, artères du tronc cœliaque, et, s'unissant aux efférents des ganglions lombaires, forment le canal thoracique droit et le canal thoracique gauche. **Panizza** et **Lauth** ont fort bien figuré les deux canaux thoraciques

1. Comme il n'y a pas eu d'examen microscopique de l'organe en question, et surtout que **Stannius** ne dit nullement que cet organe soit situé sur le trajet d'un vaisseau lymphatique, sa nature lymphoïde reste fort douteuse.

de l'Oie, naissant entre l'aorte et l'extrémité inférieure de l'œsophage et se dirigeant à droite et à gauche, vers le confluent veineux correspondant entre la face ventrale du poumon en arrière, l'œsophage et le pédicule pulmonaire en avant.

Les différents modes de terminaison des canaux thoraciques dans le système veineux ont déjà été bien étudiés chez l'Oie par

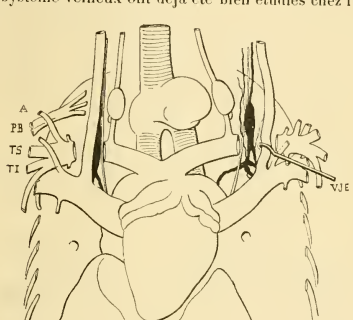


Fig. XVIII. — *Canard domestique.* — Ganglions cervicaux injectés avec la terminaison des deux canaux thoraciques, le droit se jetant dans la terminaison du ganglion, le gauche s'unissant d'une manière plus compliquée avec les efférents du ganglion. — VJE, veine jugulaire gauche érignée en dehors, pour montrer le ganglion qu'elle recouvrait; on voit le pneumogastrique passer au-devant du canal thoracique; A, artère axillaire; PB, plexus brachial; TS, TI, artères thoraciques.

Pensa. « Dans quelques cas, et le fait peut se voir aussi bien pour le droit que pour le gauche, le conduit thoracique se jette directement dans la veine cave antérieure sans contracter de rapport avec le ganglion. Dans d'autres cas, le conduit thoracique se divise en deux ou plusieurs rameaux, dont les uns vont directement dans la veine, dont les autres se continuent avec l'extrémité caudale du ganglion lymphatique correspondant. Dans la majorité des cas, le conduit thoracique... se continue directement avec l'extrémité caudale de la glande correspondante ». **Lauth** et **Fleury** ont déjà figuré l'abouchement des canaux thoraciques par plusieurs rameaux. Dans sa figure, **Fleury** repré-

sente, de chaque côté, l'efférent des ganglions s'unissant au canal thoracique pour se jeter dans le tronc veineux brachio-céphalique en dedans de la jugulaire.

D'après mes dissections, le canal thoracique se jette dans le tronc veineux correspondant un peu en dedans de l'abouchement de la jugulaire, par un ou plusieurs rameaux contractant souvent une anastomose avec l'efférent du ganglion. Quelquefois, il s'ouvre dans la veine par un tronc commun avec l'efférent du ganglion. Dans ce dernier cas, le canal thoracique paraît quelquefois se jeter véritablement dans l'efférent, qu'il aborde à angle droit. Ces différentes dispositions sont représentées dans les figures II, XVIII et XIX.

L'existence de deux canaux thoraciques n'est pas spéciale aux Oiseaux; sans parler des Reptiles, on a trouvé aussi quelquefois deux canaux chez certains Mammifères[1]. Inversement,

1. « Chez le Kanguroo, le canal thoracique est double et plexiforme dans presque toute son étendue, mais il se termine, comme d'ordinaire, dans la veine sous-clavière gauche, par un tronc unique » (**Milne-Edwards**, 1859, IV, p. 491). **Milne-Edwards** cite là les recherches de **Hodgkin** sur le *Macropus Parryi* (voir Owen, art. Marsupialia, *Todd's Cyclopædia*, 1847, t. III, p. 305). D'après **Colin** (1888), chez les Solipèdes, « le canal simple se sépare quelquefois, sur un point de sa longueur, en deux branches qui, après avoir marché parallèlement, se réunissent bientôt pour reconstituer le canal unique. Cette division s'opère habituellement au niveau de la base du cœur... On la voit se produire une, deux et même trois fois sur la moitié antérieure du canal, qui redevient simple à son insertion comme il l'était à son origine... Le canal, au lieu de demeurer simple, devient fort souvent double dès son point de départ. Alors, les deux canaux sont sensiblement égaux, ou l'un est plus grand que l'autre... Dans tous les cas, les deux canaux sont isolés, l'un à droite, l'autre à gauche de l'aorte. En s'avançant vers l'entrée du thorax, ils restent complètement séparés, ou il communiquent entre eux par une ou deux branches anastomotiques transversales plus ou moins volumineuses » (p. 198). Parvenus à quelques centimètres de leur abouchement au golfe des jugulaires, les deux canaux se rapprochent et se confondent en un seul. Jamais **Colin** n'a vu sur le Cheval les deux canaux venir s'insérer isolément dans la veine cave. « Le lieu où se fait l'insertion des deux canaux est invariable : c'est toujours en haut de la veine cave, précisément au point de jonction des deux jugulaires. » Chez le Bœuf (Colin, p. 200) « la disposition la plus rare est celle du canal simple dans toute sa longueur... Ce canal, simple à son origine et dans la plus grande partie de son étendue, se bifurque souvent vers la base du cœur... Le canal thoracique est souvent double dans toute son étendue. Les deux canaux se détachent alors isolément de la citerne, suivent, l'un le côté droit, l'autre le côté gauche de l'aorte... et viennent se terminer, soit très près l'un de l'autre, sur la même ligne transversale à la jonction des deux jugulaires, soit l'un à droite, l'autre à gauche, sur chacune de ces deux veines, et non loin de leur jonction avec les axillaires. »

« Le canal thoracique du Porc, habituellement simple dans toute son étendue, se divise quelquefois à 3 ou 4 centimètres de son insertion en deux branches qui ne tardent pas à se réunir en une ampoule ovoïde; celle-ci, après avoir reçu

le canal thoracique droit peut manquer chez les Oiseaux : **Pensa** (1907), sur six Oies chez lesquelles il a vérifié les rapports des canaux thoraciques, a trouvé une fois le canal droit petit, mince; une autre fois, il manquait complètement; dans ce dernier cas, le calibre du canal gauche était plus grand que d'habitude.

Chez l'Homme, le canal thoracique est presque toujours

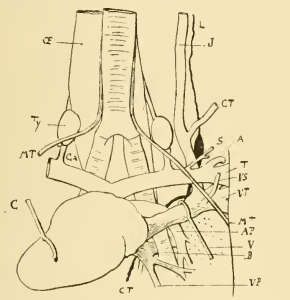


Fig. XIX. — *Canard domestique.* — C, cœur fortement attiré vers la droite pour montrer les rapports du canal thoracique gauche, passant derrière le pédicule pulmonaire, avant de s'unir à l'efférent du ganglion cervical pour se jeter avec lui dans le tronc veineux; Œ, œsophage; Ty, thyroïde; MT, muscle sustenteur de la trachée; Ca, carotide; L, lymphatique cervical; J, jugulaire; CT, veine cervicale transverse; S, artère scapulaire; A, artère axillaire; T, tronc commun des artères thoraciques; VS, veine scapulaire; VT, tronc commun des veines thoraciques; AP, artère pulmonaire; V, tronc veineux attiré en bas pour découvrir la terminaison du canal thoracique; B, bronche; VP, veine pulmonaire; CT, canal thoracique.

unique; il est parfois plexiforme. On peut aussi le voir double, chacun des deux canaux se jetant de son côté dans le système veineux. Lorsque le canal est unique, ce qui est la règle, on sait que les lymphatiques du membre supérieur droit convergent avec ceux de la tête et du cou du côté droit pour former la grande veine lymphatique ou canal thoracique droit, qui s'ouvre au confluent jugulaire droit. Chez l'embryon des Mammifères, il se forme symétriquement deux canaux thora-

les vaisseaux de la tête, de l'encolure et des membres, s'ouvre vers l'extrémité de la jugulaire gauche. -

ciques : le gauche seul se développe et forme le canal thoracique de l'adulte, le droit forme la grande veine lymphatique[1]. C'est ce qui résulte nettement des travaux de **Sabin** (1901-1902) chez le Porc. D'après **Sabin**, qui, comme nous l'exposerons plus loin, soutient la théorie de la croissance centrifuge des lymphatiques, il part du canal lymphatique gauche (futur canal thoracique) une branche secondaire, atteignant bientôt une importance égale à la première. Ces deux rameaux courent parallèlementà la face antérieure du rachis, de chaque côté de l'aorte (embryons de Porc de 3 cm. et de 5 cm. 5; fig. 9 et 11 de **Sabin**). Cette duplicité du canal gauche (canal thoracique proprement dit) se voit aussi sur les reconstructions faites par **Lewis** (1906) du système lymphatique d'embryons de Lapin (21 mm. 17e jour et 29 mm. 20e jour; fig. 7 et 8 de **Lewis**). Il s'agit, dans les figures de **Lewis**, de deux troncs qui se réunissent en un seul avant d'atteindre le confluent veineux gauche. On voit que quand on parle de la duplicité du canal thoracique, il faut distinguer nettement les cas où il s'agit d'un simple dédoublement du canal gauche, et ceux, plus importants et plus rares, où les deux canaux ont une ouverture distincte, à droite et à gauche, dans le système veineux; dans ce cas seulement, on peut comparer l'anomalie à la disposition qui existe chez l'Oiseau, car c'est la grande veine lymphatique des Mammifères qui, en réalité, correspond au canal thoracique droit des Oiseaux, moins constant et moins bien représenté que le gauche.

Structure.

Les ganglions lymphatiques de l'Oie et du Canard sont ordinairement limités par une capsule conjonctive comme celle des Mammifères. **Pensa** y a signalé des fibres musculaires

1. D'après **Mc Clure** (1907), les vaisseaux lymphatiques représentent des segments du système veineux dévié de leur fonction première. **Mc Clure** est arrivé à cette conception par l'étude des anomalies du système veineux et en observant que, là où certaines veines s'atrophient, il y a au contraire développement du lymphatique satellite et inversement. Ainsi, dit-il, c'est le développement pris par la veine azygos du côté droit qui favorise le développement du conduit lymphatique gauche sous forme de canal thoracique.

lisses que j'ai retrouvées souvent. Le développement de cette capsule est fort variable. D'une manière générale, elle est beaucoup moins développée que chez les Mammifères, et souvent même, le tissu propre du ganglion n'est séparé du tissu adipeux voisin par aucune formation conjonctive différenciée. Il arrive même qu'on trouve à la périphérie du ganglion des follicules isolés en plein tissu adipeux, soit qu'il existe un rudiment de capsule en dehors de laquelle se trouve le follicule, soit qu'il n'existe pas de capsule, le tissu lymphoïde ne pouvant alors être limité que par une ligne conventionnelle. « Je préfère ne pas considérer comme Fleury, dit Pensa, la substance propre du ganglion et la capsule comme deux choses nettement distinctes puisqu'elles se continuent l'une avec l'autre. »

Lorsqu'il existe une véritable capsule formée d'un tissu conjonctif plus serré (avec des fibres élastiques et des fibres musculaires lisses), cette capsule n'envoie pas de travées ou cloisons à l'intérieur du ganglion. Sa partie profonde est infiltrée de cellules lymphatiques et se continue avec le tissu lymphoïde. Il n'est pas rare de voir, dans son épaisseur, des traînées lymphoïdes nettement séparées du tissu lymphoïde du ganglion. Dans d'autres cas, on trouve, en dedans de la capsule, des lobules adipeux plus ou moins considérables qui, incrustés dans le tissu lymphoïde, complètent la forme de l'organe.

Le tissu conjonctif périphérique du ganglion, ou la capsule lorsqu'il en existe une, se trouve en rapport étroit avec quelques organes qui varient suivant la région considérée. Pour les ganglions cervicaux, c'est d'abord la veine jugulaire, puis le pneumogastrique et aussi les autres lymphatiques satellites de la veine jugulaire, lorsqu'ils existent, et lorsqu'ils côtoient le ganglion avant de se réunir à son afférent. Ce sont ensuite les vaisseaux propres du ganglion, qui l'atteignent en plusieurs points. Enfin, la paroi conjonctive antérieure de l'organe est revêtue en avant, en certains points, particulièrement dans sa portion inférieure ou caudale, par un épithélium cubique à une seule couche qui est l'épithélium du

sac aérien thoracique. Les ganglions cervicaux sont en effet souvent en rapport d'étroite contiguïté avec la paroi dorsale du sac, le ganglion faisant quelquefois une légère saillie dans la cavité du sac aérien, dont il refoule le feuillet dorsal. Cet épithélium se retrouve aussi au niveau des ganglions axillaires ou thoraciques, lorsqu'ils existent.

La capsule n'est pas mieux individualisée au niveau des ganglions lombaires. Sa face postérieure se continue avec le périoste vertébral; sur sa face antérieure vient s'insérer la

Fig. XX. — *Canard domestique.* — Ganglions lombaires, situés de chaque côté de l'aorte et coupés transversalement au-dessous des artères fémorales. Le bas de la figure correspond à la face postérieure des organes. Les vaisseaux sanguins sont injectés. On aperçoit en dehors, et de chaque côté, un ganglion sympathique; le gauche donne un rameau qui s'enfonce dans l'organe lymphoïde et le traverse obliquement. Grossissement de 12 diamètres.

partie inférieure du mésentère. En arrière, et de chaque côté, la capsule se trouve en rapport avec des ganglions sympathiques qui s'enfoncent d'arrière en avant dans le ganglion, le tissu conjonctif qui limite l'organe nerveux se confondant avec celui qui entoure l'organe lymphoïde. Les filets nerveux qui partent de ces ganglions sympathiques traversent souvent de part en part le ganglion lymphatique. Enfin, sans parler des grosses artères, fémorales et ischiatiques, le tissu conjonctif qui entoure les ganglions lombaires est encore parcouru par de nombreuses branches artérielles, en particulier par les artères rénales, les supérieures venant des fémorales, les moyennes naissant directement de l'aorte, les inférieures se détachant du bord caudal des ischiatiques. Ces vaisseaux, de même que les fémorales, les ischiatiques et l'aorte, donnent de nombreuses branches nourricières au ganglion. Il n'est même pas rare de voir, en certains points, le tissu lymphoïde se réunir autour

d'une artère rénale, et l'entourer plus ou moins pendant la première partie de son parcours, de même qu'il se groupe autour d'artères plus importantes.

PROPERTY OF ZOB METCALF

Le tissu du ganglion est formé de deux parties : un tissu lymphoïde compact, serré, distribué par massés, ordinairement globuleuses, isolées ou agminées (appelées souvent, à tort, follicules), contenant des amas plus serrés, toujours arrondis (véritables follicules, follicules secondaires, renfermant eux-mêmes des centres germinatifs), et un tissu spongieux formé par un réseau de cordons lymphoïdes anastomosés; ces cordons réunissent les masses lymphoïdes contenant les follicules, ils sont séparés les uns des autres par des sinus.

Le mode de répartition de ces deux tissus, tissu lymphoïde compact avec follicules vrais, tissu lymphoïde spongieux formé de cordons anastomosés, est variable. Tandis que chez la plupart des Mammifères, ils forment, l'un la substance corticale, l'autre la substance médullaire, chez l'Oie, d'après la description de **Vialleton et Fleury**, **Pensa**, les masses lymphoïdes pleines (follicules primaires) sont réparties irrégulièrement dans le tissu spongieux, occupant des places indéterminées.

« Follicules et cordons sont distribués sans ordre et se trouvent aussi bien à la périphérie, sous la capsule, qu'au centre même de l'organe » (**Vialleton et Fleury** 1901). « Cordons et follicules sont absolument mélangés et se trouvent aussi bien au centre que sur les bords d'une coupe intéressant la totalité d'un ganglion » (**Fleury**, thèse 1902, p. 45). « La répartition des deux éléments de l'organe, follicules et cordons, est passablement homogène.... Toutefois, il n'est pas rare de rencontrer un groupe de trois ou quatre follicules coupés suivant leur plus grand diamètre, et situés au contact les uns des autres.... Ce groupement des follicules n'est cependant jamais assez marqué, ni assez prépondérant dans un point de l'organe pour y déterminer la formation de régions spéciales pouvant être décrites à part » (p. 47).

Retterer (1902) décrit la même disposition chez le Canard : le ganglion lymphatique présente chez cet animal l'aspect décrit et figuré par **Vialleton et Fleury** chez l'Oie : nodules

disséminés dans toute l'étendue de l'organe et reliés par des cordons cellulaires anastomosés.

La répartition irrégulière des follicules et des cordons lymphoïdes dans les ganglions des Oiseaux est un fait parfaitement exact, et qu'on peut observer, aussi bien dans les ganglions lombaires que dans les ganglions cervicaux, chez les différentes espèces de Lamellirostres où nous avons trouvé de

Fig. XXI. — Canard musqué (*Cairina moschata* ♂). — Ganglion cervical dont les voies lymphatiques ont été injectées de bleu de Prusse par l'afférent. Coupes transversales successives partant de l'afférent. On voit nettement la disposition du ganglion qui correspond exactement au diagramme 2 de fig. XXIX. Par suite du changement de direction de l'extrémité inférieure du ganglion, l'efférent se trouve coupé à peu près exactement suivant son axe.

pareils organes. On ne voit pas, comme chez les Mammifères, une substance corticale et une substance médullaire. Mais cette disposition ne correspond pas à tous les cas. Déjà, **Pensa** remarque que quelquefois, dans certains individus, la lumière du vaisseau afférent s'ouvre à plein canal dans une cavité qui occupe le centre du ganglion et il représente cette disposition exceptionnelle, sur laquelle il n'insiste pas (fig. 1 de Pl. VII).

Il n'est pas rare de trouver, sur une coupe transversale du ganglion, la substance lymphoïde compacte avec ses follicules vrais amassée au centre du ganglion. Elle y forme une sorte de colonne axiale, reconnaissable sur les coupes transversales et

sur les coupes longitudinales, et qui est entourée par la substance spongieuse des cordons. Sur les coupes transversales, on voit, au milieu de la masse lymphoïde centrale, un large sinus, relié aux sinus de la substance spongieuse par des sinus intermédiaires qui en rayonnent. Quelquefois, il existe plusieurs sinus centraux; dans d'autres cas, le sinus central forme une large cavité étoilée; enfin, on peut même trouver une disposition encore plus exagérée : le ganglion est creux, le sinus central est devenu une large cavité lymphatique; elle est bordée d'une simple couronne de substance lymphoïde que traversent des sinus intermédiaires; en dehors de cette couronne, à la périphérie, se trouve la substance spongieuse. Cette cavité centrale est revêtue comme les autres sinus d'un endothélium; elle communique largement avec les sinus; on peut l'injecter par l'afférent. Il existe tous les intermédiaires entre un sinus central étroit et une large cavité. Lorsque la cavité centrale est très grande et la bordure lymphoïde très mince, celle-ci semble avoir été comme comprimée par la pression de la lymphe; en ces points du reste, on ne trouve pas de centres germinatifs.

Cette disposition, avec ses variantes, est visible chez l'Oie et le Canard, dans les ganglions cervicaux et dans les ganglions lombaires. Sur une coupe axiale d'un ganglion injecté ou non, intéressant le lymphatique afférent suivant sa longueur, on pourra constater nettement que ce vaisseau se continue directement avec le sinus central. L'étude de pareilles coupes est très instructive. On voit d'abord, au-dessus du ganglion, la paroi de l'afférent constituée par du tissu conjonctif avec des fibres musculaires lisses; sa lumière, régulière, est revêtue d'un endothélium; enfin, le vaisseau est ordinairement entouré d'une couche graisseuse bien limitée, qui a été, en général, enlevée avec le ganglion et qui lui forme une sorte d'adventice.

En allant vers le ganglion, on voit la lumière de l'afférent se continuer avec le sinus central et la paroi du vaisseau se continuer avec la capsule et la substance du ganglion. La paroi du lymphatique est graduellement infiltrée de cellules lymphoïdes qui dissocient les fibres conjonctives, écartent les fibres musculaires

et s'insinuent même sous l'endothélium qu'elles soulèvent, formant de petits bourgeons lymphoïdes qui font saillie dans

Fig. XXII. — *Cairina moschata* ♂. — Ganglion cervical sectionné suivant son axe. Extrémité supérieure de l'organe au niveau de l'abouchement de l'afférent, qui se continue à plein canal avec un gros sinus central. Grossissement de 20 diamètres.

la lumière vasculaire. Celle-ci devient irrégulière, anfractueuse, et il n'est pas rare de trouver, dans la paroi même de l'afférent,

à une petite distance du ganglion, de véritables follicules. Plus loin, vers le ganglion, cette disposition s'exagère; une partie des fibres musculaires de l'afférent se trouve rejetée en dehors, avec la capsule; d'autres faisceaux restent en dedans, plus rapprochés du sinus central, aux côtés duquel on les rencontre, plus ou moins disséminés. Dans ce processus, la plus grande partie de la gaine adipeuse se trouve ordinairement incorporée au ganglion; certains lobules graisseux subissent complètement la transformation lymphoïde; d'autres persistent dans l'intérieur même du ganglion, intacts, ou plus ou moins infiltrés de cellules lymphatiques; il n'est pas rare d'en rencontrer loin de la capsule et de l'afférent.

Fig. XXIII. — *Canard domestique.* — Lymphatique cervical juste au-dessus d'un ganglion; coupe passant par l'axe du vaisseau et montrant sa paroi musculaire interrompue en différents points par du tissu lymphoïde contenant des follicules. Grossissement de 20 diamètres.

La paroi du vaisseau afférent a été ainsi dissociée par le tissu lymphoïde; une partie s'est continuée avec la capsule, tandis qu'une autre, suivant l'endothélium, s'est prolongée dans la masse même du ganglion, où on en rencontre des débris, au voisinage du sinus central. Plus loin, surtout si le ganglion est volumineux, les fibres musculaires disparaissent peu à peu. On voit ainsi que les faisceaux musculaires isolés, qu'il n'est pas rare d'observer dans la capsule, et dans l'intérieur de l'organe, représentent les restes de la paroi du vaisseau lymphatique sur le trajet duquel s'est formé le ganglion.

Dans la partie supérieure du ganglion, au point où l'afférent se continue avec le sinus central, il est rare que l'infiltration lymphoïde se fasse régulièrement autour du vaisseau; ordinairement, le développement de la substance lymphoïde prédomine d'un côté, de sorte que, pendant la première partie de son trajet, le vaisseau n'occupe pas le centre d'une coupe transversale. Plus loin, le processus se régularise et le sinus principal, continuation de l'afférent, occupe réellement l'axe de l'organe qu'il

suit, avec des irrégularités, plus ou moins grandes dans son calibre et sa direction.

Si l'on veut schématiser la disposition que nous venons de décrire, on peut dire que le ganglion s'est formé dans la paroi même du lymphatique et autour de lui. On voit que, ici, la substance lymphoïde centrale peut être comparée à la substance corticale du ganglion des Mammifères, la substance spongieuse périphérique à la substance médullaire des Mammifères, le sinus central, au sinus marginal ou périphérique, les sinus intermédiaires aux sinus intermédiaires des Mammifères. Cette disposition est intéressante, d'une part, parce qu'elle est plus simple que chez les Mammifères, d'autre part, parce qu'elle doit certainement avoir une influence sur le mode de fonctionnement de ces organes.

Fig. XXIV. — *Oie domestique.* — Ganglion cervical : portion supérieure avec l'afférent. La coupe, faite suivant l'axe de l'organe, passe par la lumière de l'afférent et montre qu'elle se continue avec le sinus central. Remarquer la disposition de la substance lymphoïde autour du sinus central, la substance spongieuse est en dehors. Grossissement de 20 diamètres.

Cette structure, inverse de celle du ganglion type des Mammifères, n'est pas toujours reconnaissable. Souvent, le lymphatique afférent se divise, dans l'intérieur du ganglion, en plusieurs branches principales, ayant une tendance à se réunir au niveau de l'efférent ; la substance lymphoïde axiale est alors traversée par plusieurs gros sinus. Dans d'autres cas, les sinus intermédiaires prennent de l'extension et divisent, fragmentent la masse lymphoïde cen-

trale. Le sinus principal peut perdre sa position centrale et devenir plus ou moins périphérique, c'est alors un sinus latéral; ces variantes peuvent se voir sur le même ganglion à des niveaux différents. Le lymphatique efférent se continue rarement à plein canal avec le sinus central; dans la plupart des cas, le sinus central se divise, plus ou moins près de l'efférent, en plusieurs branches allant se jeter dans les sinus du tissu spongieux voisin ou dans l'efférent. Enfin, très souvent, le plus souvent même, la cavité de l'efférent est cloisonnée par des travées dirigées surtout suivant l'axe du vaisseau et, par conséquent, gênant peu le cours de la lymphe. Ces sinus de l'efférent sont à la fois la continuation des sinus de la substance spongieuse et la continuation des sinus qui terminent le sinus central; on le voit bien figure XXI.

Fig. XXV. — *Oie domestique.* — Coupe longitudinale de la paroi de l'afférent d'un ganglion cervical. Portion supérieure et droite, grossie, de fig. XXIV. On voit la paroi du lymphatique progressivement infiltrée de cellules lymphoïdes, dont l'accumulation, entre l'endothélium et les fibres musculaires lisses, forme de petits bourgeons, saillants dans la lumière vasculaire. Grossissement de 200 diamètres.

En somme, comme chez les Mammifères, malgré la disposition inverse, l'efférent prend surtout naissance aux dépens des sinus de la substance spongieuse.

Les diverses modalités que nous venons de décrire, et dont les principales sont représentées figure XXIX, permettent de comprendre que la disposition typique puisse subir des modifications profondes qui, au premier abord, en masquent complètement l'aspect.

Dans un pareil ganglion, le cours de la lymphe est moins interrompu que chez les Mammifères. Les sinus de la substance spongieuse forment une sorte de voie latérale que le courant principal de la lymphe ne traverse pas complètement; le filtre est moins complet que chez les Mammifères. **Fleury** avait déjà remarqué que les ganglions cervicaux des Oiseaux s'injectaient avec une très grande rapidité; lorsqu'on pousse, en effet, un

liquide coloré dans le lymphatique cervical afférent, par

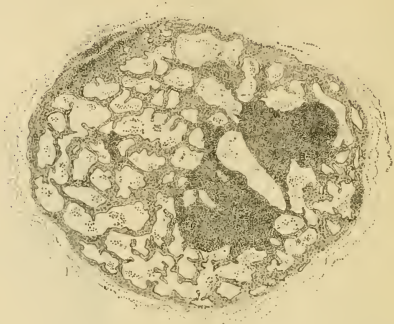


Fig. XXVI. — *Cygnus olor* ♂. — Ganglion cervical. Coupe transversale à la partie supérieure. Sinus central, continuation de l'afférent; substance lymphoïde avec un follicule; plus en dehors, substance spongieuse avec son réseau de larges sinus non cloisonnés. Grossissement de 55 diamètres.

exemple, on voit le liquide passer presque instantanément dans les veines par l'efférent. Ce résultat est dû en partie à

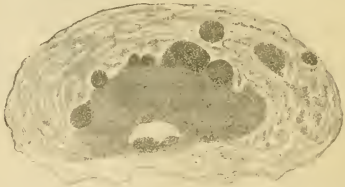


Fig. XXVII. — Canard sauvage (*Anas boschas* ♀). — Ganglion cervical coupé transversalement. Sinus principal, continuation de l'afférent, situé latéralement, entouré de la substance lymphoïde avec ses follicules; plus en dehors, la substance spongieuse. Grossissement de 50 diamètres.

l'absence de cloisonnement des sinus, fait montré par **Vialleton et Fleury** et que nous examinerons plus loin, mais il tient aussi

à la disposition particulière des voies afférentes et efférentes du ganglion.

Le lymphatique satellite de la veine jugulaire sur lequel s'est formé le ganglion cervical n'est pas le seul afférent reçu par cet organe. Nous avons vu qu'il y avait ordinairement deux lymphatiques principaux, et que celui qui ne formait pas le ganglion se jetait dans l'afférent ou dans l'efférent. Il peut arriver que ce lymphatique se jette dans le ganglion lui-même ; il s'ouvre alors dans les sinus de la substance spongieuse; c'est assez rare. Il est, par contre, fréquent, que de petits vaisseaux accessoires, venus de la profondeur du cou, s'ouvrent dans la substance spongieuse du ganglion. Mais, en général, c'est plus bas, au niveau du confluent veineux, que viennent aboutir les autres vaisseaux de la région. Les ganglions lombaires peuvent recevoir, de même, des afférents accessoires, distincts des lymphatiques qui suivent la sacrée moyenne, les ischiatiques et les fémorales et qui vont former les ganglions. Une partie de ces afférents accessoires viennent du mésentère, nous en avons déjà parlé.

Fig. XXVIII. — Sarcelle *Anas querquedula* ♀. — Ganglion cervical coupé entièrement suivant son axe. La coupe passe par la lumière de l'afférent et de l'efférent et montre en différents points des vestiges du sinus central, cavité du lymphatique qui a formé le ganglion. On voit aussi que la substance lymphoïde se condense surtout vers l'axe de l'organe. Grossissement de 20 diamètres.

L'efférent est, comme nous l'avons vu, souvent cloisonné par des travées axiales qui transforment sa cavité en une série de tubes parallèles et anastomosés. Ces tubes confluent en général pour se jeter dans la veine. La longueur de l'efférent

est très variable. Lorsqu'il est long, on voit souvent, sur les coupes microscopiques, que le tissu lymphoïde, ayant la struc-

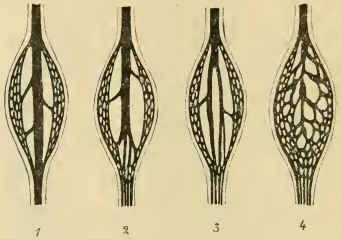


Fig. XXIX. — Diagrammes destinés à montrer la structure d'un ganglion d'Oiseau (ganglion cervical pris pour type) et à faire comprendre les modifications que peut subir la disposition fondamentale représentée en 1. L'afférent est en haut de chaque figure, l'efférent en bas.

ture du ganglion, se prolonge beaucoup plus bas que le renflement fusiforme qui, à l'œil nu, paraissait à lui seul constituer le ganglion. Dans d'autres cas, il n'y a pour ainsi dire pas d'efférent : le ganglion est accolé à la veine; au voisinage de la veine, les sinus de la substance spongieuse sont très larges, communiquent les uns avec les autres et apparaissent remplis de sang : un ou plusieurs d'entre eux s'ouvrent directemen dans la veine.

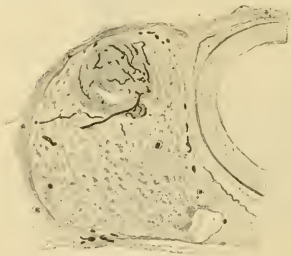


Fig. XXX. — *Canard domestique.* — Un des ganglions lombaires, accolé à l'aorte, et coupé transversalement. Masse lymphoïde avec son gros sinus central situé au milieu de la substance spongieuse. Les artères sont injectées. Grossissement de 30 diamètres.

La charpente du ganglion est formée, comme chez les Mammifères, par un tissu conjonctif réticulé; ce tissu est parfaitement visible, soit sur les coupes faites après

l'alcool au tiers et traitées au pinceau, soit sur les coupes faites après injection interstitielle d'une solution de nitrate d'argent, soit sur les coupes minces faites après inclusion et teintes par les réactifs qui colorent le réticulum (fuchsine acide, Litchgrün, etc.). Ce tissu est, d'une manière générale, moins développé que chez les Mammifères; comme l'ont montré Vialleton et Fleury il ne pénètre pas les sinus qui restent largement béants; à la périphérie des follicules, il forme une sorte de membrane.

Fig. XXXI. — *Cairina moschata* ♂. — Ganglions lombaires dont les voies lymphatiques ont été injectées par piqûre de la membrane interdigitale. Un des ganglions coupé transversalement. On voit, au centre, une vaste cavité remplie de bleu de Prusse, communiquant par des sinus intermédiaires avec les sinus de la substance spongieuse. La substance lymphoïde avec ses follicules est placée en bordure de la cavité centrale. Grossissement de 20 diamètres.

Je ne saurais aujourd'hui prendre parti dans la discussion qui divise les histologistes sur la nature de ce tissu : réseau de fibrilles conjonctives, réseau protoplasmique de prolongements cellulaires anastomosés. Mais je crois que d'une manière générale, et aussi bien chez les Mammifères que chez les Oiseaux, les deux interprétations sont vraies et s'appliquent simplement à deux stades successifs de l'évolution de ce tissu; c'est ce que l'étude du développement des ganglions, que je laisse de côté pour le moment, permet de montrer.

Les nodules lymphoïdes contenant les follicules vrais sont, comme nous l'avons vu, souvent groupés dans la partie axiale du ganglion, au voisinage de l'arrivée de la lymphe. Les follicules vrais forment des masses exactement arrondies et toujours plus colorées, parce que les noyaux des lymphocytes y sont plus serrés. Ils présentent des centres germinatifs caractérisés par des mitoses nombreuses et des cellules en pycnose. La cellule mère qui occupe les centres germinatifs, et qui, par des multiplications donnera naissance aux lymphocytes des follicules, est un élément volumineux, à gros noyau ovalaire, contenant un

nucléole vrai et à protoplasma ayant une certaine affinité pour les couleurs basiques. C'est elle qui va former les cellules constituant la substance lymphoïde du ganglion. Ce tissu n'est guère formé en effet que d'une seule espèce de cellules, comme chez les Mammifères, cellules lymphatiques à noyau arrondi et vivement coloré, à corps protoplasmique très mince. On y rencontre parfois des cellules à grains acidophiles, analogues aux leucocytes acidophiles du sang. Le sang des Oiseaux ne contient en général qu'une seule espèce de leucocytes acidophiles correspondant à la fois aux polynucléaires et aux éosinophiles du sang des Mammifères. Ces leucocytes n'existent jamais dans les follicules vrais, on n'y voit pas de mitoses, ils sont inconstants et de nombre variable; il est plus que problable que c'est là un élément surajouté venu du sang par diapédèse.

Fig. XXXII. — *Cygnus olor* ♂. — Un des ganglions lombaires, dont les sinus lymphatiques ont été injectés par piqûre d'un vaisseau mésentérique. Coupe longitudinale dextro-sinistrale. Portion du ganglion située au-dessus des artères ischiatiques. Les voies lymphatiques y sont formées par un réseau relativement peu compliqué de larges sinus, à direction axiale avec des anastomoses transversales. Dans les travées conjonctives qui séparent les sinus, on trouve, en cette région du ganglion, un tissu lymphoïde peu abondant avec quelques follicules très disséminés. On voit un follicule sur la gauche de la figure à sa partie moyenne. Grossissement de 50 diamètres.

Des travées se continuent avec les nodules lymphoïdes et forment un réseau intermédiaire aux sinus : ce sont les cordons lymphatiques analogues à ceux des ganglions des Mammifères. Chez les jeunes Canards et Oies, ces cordons sont assez riches en tissu lymphoïde, mais, dans les gan-

glions complètement achevés, ce qui frappe surtout dans les cordons, ce sont des vaisseaux sanguins très importants, qui ne sont entourés que d'une petite quantité de tissu lymphoïde; dans certains cordons, on ne trouve même, entre le vaisseau et l'endothélium du sinus, que quelques lymphocytes. On observe aussi, dans les cordons, des cellules contenant du pigment sanguin et des leucocytes à granulations éosinophiles. Chez le Cygne, dans le tissu spongieux, les cordons m'ont semblé en général plus riches en tissu lymphoïde que chez l'Oie et le Canard.

Comme nous le verrons plus loin, chez les animaux jeunes, des mitoses des cellules lymphoïdes peuvent être rencontrées en dehors des centres germinatifs, en différents points du tissu lymphoïde et même dans les sinus; chez les animaux adultes, les mitoses semblent bien limitées aux centres germinatifs. **Pensa** a signalé la présence de fibres musculaires lisses dans les cordons; nous avons vu plus haut la raison qui fait qu'on peut rencontrer des fibres musculaires lisses jusque dans le tissu spongieux. Les cordons sont revêtus d'un endothélium qui limite les sinus lymphatiques.

Les sinus forment un système de cavités communiquant les unes avec les autres, intermédiaires aux cordons lymphatiques, et qui, avec ceux-ci, forment la substance spongieuse du ganglion. Il existe de plus, comme nous l'avons vu, au sein de la substance lymphoïde compacte, d'autres sinus, qui représentent le reliquat de la lumière du lymphatique sur lequel s'est greffé le ganglion, *sinus centraux*, souvent réunis en une cavité axiale se continuant à plein canal avec l'afférent et communiquant par des *sinus intermédiaires* avec les sinus de la substance spongieuse. Tous ces sinus sont revêtus d'un endothélium en continuité avec celui des voies lymphatiques afférentes et efférentes.

La taille et la disposition des sinus sont variables. Dans la substance spongieuse des ganglions complètement formés du Canard et de l'Oie, les sinus sont très larges, ils occupent une place plus grande que les cordons et forment un réseau régulier. Chez le Cygne, les travées lymphoïdes du réseau spongieux sont en général plus épaisses, les sinus forment un réseau moins com-

pliqué, pourvu de branches latérales bourgeonnantes. Dans cette espèce, particulièrement au niveau des ganglions lombaires, on peut trouver, en certains points, le ganglion simplement formé par un plexus de gros sinus, anastomosés, à direction parallèle et longitudinale, entre lesquels la substance lymphoïde est peu abondante et les follicules rares. Ce type extrêmement simple de ganglion est représenté figure XXXII. On observe cependant, chez le Cygne, des ganglions semblables à ceux du Canard et de l'Oie, les uns avec follicules disséminés dans la substance spongieuse, les autres avec un sinus central se continuant avec l'afférent.

Fig. XXXIII. — *Canard domestique.* — Ganglion lombaire, coupe transversale juste au-dessous de l'artère fémorale. Masse lymphoïde centrale avec son sinus communiquant avec ceux de la substance spongieuse. Vaisseaux sanguins injectés avec une masse à la gelatine au carmin poussée dans l'aorte. Grossissement de 50 diamètres.

Dans la substance lymphoïde, en dehors des sinus centraux et des sinus intermédiaires, il existe aussi, au voisinage des follicules, des sinus qui ressemblent à des fentes en arcs de cercle : ce sont tout simplement des sinus centraux ou intermédiaires dont la lumière, au contact d'un follicule, a été refoulée par le développement de ce dernier.

Vialleton et Fleury (1901) ont fait remarquer que dans la substance spongieuse, chez l'Oie, les sinus étaient plus développés à la périphérie où ils forment « des troncs longitudinaux placés immédiatement sous la capsule et par lesquels une partie de la lymphe peut passer directement de l'afférent à l'efférent, ce qui explique la rapidité avec laquelle ce dernier se remplit, contrairement à ce que l'on observe dans les ganglions des Mammifères ». Mis de côté les cas dans lesquels le sinus principal, continuation de l'afférent, se trouve placé latéralement, disposition qui n'est certainement pas celle à laquelle les auteurs font allusion, je ne crois pas que les sinus de la sub-

stance spongieuse soient, d'une manière générale, plus développés à la périphérie. Ce que je puis dire, c'est que, souvent, la direction générale des sinus, en bien des points de la substance spongieuse, est longitudinale, direction qui assure en effet un passage plus facile dans l'efférent.

Une disposition beaucoup plus constante mise en évidence par **Vialleton** et **Fleury** est l'absence de cloisonnement des sinus : « Ces sinus intraganglionnaires correspondent aux voies lymphatiques des ganglions des Mammifères, mais, contrairement à ces dernières, ils ne sont jamais cloisonnés par du tissu réticulé, ni par des lames connectives parties de la capsule; ils sont absolument libres et ne renferment que les éléments de la lymphe et du sang. »

Fleury confirme ces résultats dans son travail d'ensemble (1902) : les sinus sont absolument libres de tout cloisonnement; « c'est là un caractère très important, qui influe largement sur la fonction de ces organes, en ce sens qu'il permet à la lymphe un passage beaucoup plus rapide que dans les ganglions des Mammifères, où ces sinus sont très abondamment cloisonnés ». **Pensa** émet quelques réserves sur les conclusions précédentes : « Je crois, dit-il, qu'il ne faut pas considérer cette disposition comme un caractère différentiel absolu.... En quelques points, particulièrement quand les sinus sont libérés d'éléments cellulaires au moyen d'un lavage préalable par les vaisseaux lymphatiques, on peut observer la présence de trabécules, comme chez les Mammifères.... La différence disparaît encore si on prend certains ganglions de Mammifères, comme les ganglions préparotidiens et sous-maxillaires du Mouton dans lesquels **Renaut** observe que les sinus périfolliculaires ne sont pas cloisonnés ou ne le sont qu'incomplètement. La formation d'un réticulum dans les sinus lymphatiques des Mammifères est d'ailleurs un phénomène assez tardif et les sinus des embryons des Mammifères en sont d'abord privés... Du reste, avant d'affirmer qu'il s'agit là d'un caractère distinctif, il faudrait rechercher s'il est constant chez les Mammifères et s'il manque chez tous les Oiseaux. »

Chez l'Oie, le Canard, le Cygne, et les quelques espèces de

Lamellirostres dans lesquelles j'ai trouvé des ganglions, j'ai toujours observé l'absence de cloisonnement des sinus; il semble donc qu'il s'agisse bien là d'un caractère général, comme le pensent **Vialleton** et **Fleury**; c'est une simplification, et une cause de passage plus facile de la lymphe dans l'efférent.

On observe, sur les coupes, dans les sinus, des coagulums emprisonnant dans leurs mailles des cellules lymphatiques; ces caillots, dus à l'action des réactifs fixateurs sur le plasma lymphatique, se voient surtout dans les grands sinus.

Parmi les éléments cellulaires que contiennent les sinus, il faut surtout signaler, à côté des lymphocytes, des cellules lymphatiques volumineuses, à grand noyau clair, arrondi ou ovalaire, à réticulum chromatique bien visible, à protoplasma abondant, vaguement granuleux, colorable par les colorants acides mais sans granulations spéciales comme dans les leucocytes granuleux. Ces cellules sont souvent extrêmement nombreuses dans certains sinus où elles s'accumulent en amas serrés. On en trouve, du reste, de semblables dans les ganglions des Mammifères, particulièrement chez les jeunes individus, mais elles sont plus nombreuses dans les ganglions des Oiseaux.

D'autres cellules des sinus, très semblables d'aspect aux précédentes, contiennent, dans leur protoplasma des débris cellulaires : ce sont quelquefois des débris nucléaires (corps tingibles de Flemming) colorables par les couleurs basiques; plus souvent ce sont des granules de pigment sanguin ou des globules rouges modifiés et transformés en masses globuleuses prenant les couleurs acides. Les débris nucléaires appartiennent à des globules rouges et à des globules blancs.

Le phagocytose des globules rouges dans les sinus, signalée déjà par **Fleury** et par **Pensa**, est dans certains ganglions d'une grande intensité, ce qui est en rapport avec la présence si fréquente du sang dans les sinus. **Pensa** a observé encore un fait intéressant : la présence d'éléments libres en karyokinèse dans les sinus chez de jeunes Oies nées depuis peu de jours. C'est un fait que je puis confirmer et que j'ai observé encore sur une Oie âgée de six semaines et chez un Cygne adulte. Je n'ai jamais vu ce phénomène chez les Mammifères.

Ces éléments en mitose, de même que ceux qui ont phagocyté des globules rouges, semblent appartenir à la même catégorie que les grosses cellules à large cytoplasma, si nombreuses dans le sinus. Ces éléments se distinguent des lymphocytes par le noyau, par le protoplasma qui dans les lymphocytes prend plutôt les couleurs basiques et qui, dans ces grosses cellules, se teint surtout par les couleurs acides. On pourrait supposer qu'il s'agit là de lymphocytes transformés, et, en se rappelant que l'hydratation des granulations des leucocytes augmente leur affinité pour la couleur acide (**Jolly**, 1899), on pourrait supposer que ce protoplasma s'est hydraté par son séjour dans la lymphe. Je crois plutôt qu'il s'agit là de cellules endothéliales gonflées et desquamées ; la dimension des cellules, l'aspect du noyau, la présence d'états intermédiaires sont en faveur de cette interprétation.

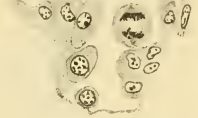


Fig. XXXIV. — *Oie domestique* âgée de six semaines. — Ganglion cervical. Sinus lymphatique dans lequel on voit une cellule libre en mitose. Grossissement de 1 000 diamètres.

Les sinus lymphatiques contiendraient ainsi des cellules endothéliales gonflées et desquamées analogues à celles qu'on voit si nombreuses dans la cavité péritonéale du Cobaye et du Rat après injection de nitrate d'argent et qui sont bien connues depuis les expériences déjà anciennes de **Ranvier** et de **Cornil**. Cette desquamation existe déjà à l'état normal, mais elle est moindre ; chez le Rat blanc, à l'état physiologique, la lymphe péritonéale contient toujours un certain nombre de pareilles cellules en mitose (**Jolly**, 1900 et 1904, p. 488).

Weidenreich (1907 et 1909) et son élève **Schott** (1909) ont récemment insisté sur cette réaction des cellules endothéliales des cavités séreuses. Ces auteurs vont plus loin : ils admettent que les cellules endothéliales devenues libres peuvent passer dans le canal thoracique et de là dans le sang. Ces cellules doivent, pour eux, être identifiées aux gros lymphocytes ; l'endo-

thélium de l'épiploon est donc capable de donner naissance à de grosses cellules lymphoïdes; il s'agit là d'une production de lymphocytes sur place. **Schott** trouve dans les recherches embryologiques de **Maximoff** (1907-1909) une confirmation de cette manière de voir; toutefois, pour **Maximoff**, le pouvoir qu'a la cellule conjonctive de se transformer en lymphocyte migrateur cesserait à l'état adulte; pour **Weidenreich** et **Schott** au contraire, la transformation des cellules conjonctives et endothéliales en lymphocytes pourrait se faire pendant toute la vie.

Je ne suis pas en mesure de trancher ce différent. Je me contenterai de remarquer que si, comme je le pense, les gros éléments contenus dans les sinus des ganglions proviennent de l'endothélium de ces canaux, ces cellules arrivent nécessairement au sang. Quant à les assimiler complètement aux lymphocytes et aux cellules germinatives des follicules, comme le fait **Weidenreich** pour les cellules de l'épiploon, je ne m'y crois pas encore autorisé, étant donné qu'il existe, entre ces éléments, des différences d'aspect et de réaction qu'il faudrait expliquer avant de faire une pareille généralisation.

Les cellules précédentes appartiennent au ganglion; les sinus contiennent très souvent, de plus, du sang, globules rouges et globules blancs; on y aperçoit donc des leucocytes à granulations acidophiles, à noyau polymorphe ordinairement bilobé, qui sont des éléments sanguins.

En général, le sang n'est pas assez abondant dans les sinus pour donner à l'œil nu une teinte rosée au ganglion. Cependant, sur des animaux sacrifiés depuis quelques heures ou morts spontanément, il n'est pas rare de trouver les ganglions rosés ou même rouges. Les sinus sont alors bourrés d'hématies.

Cette réplétion des sinus par le sang peut être si exagérée que les cordons et la substance lymphoïde elle-même sont refoulés et comprimés. J'ai trouvé cette disposition chez les animaux morts spontanément et disséqués vingt-quatre heures après la mort. Je l'ai rencontrée également chez des animaux tués au fusil et disséqués dans les mêmes conditions. Je ne parle là que de l'exagération du phénomène qui est influencé par les condi-

tions de la recherche, mais qu'il est facile d'observer déjà ébauché sur des animaux qu'on vient de sacrifier.

Pour expliquer la présence du sang dans les voies lymphatiques du ganglion, diverses explications ont été données : passage du sang du cou sectionné dans les lymphatiques ouverts de la plaie, reflux du sang des veines par l'efférent, formation de globules rouges dans le ganglion, communication du réseau sanguin avec les sinus lymphatiques dans l'intérieur de l'organe.

Lauth (1824, p. 404) pense que le sang est venu des parties

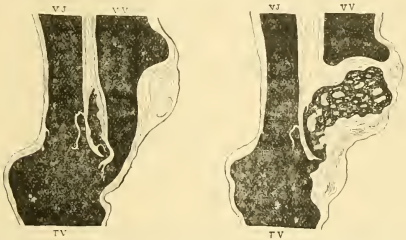


Fig. XXXV. — *Canard domestique.* — Confluent de la jugulaire et de la veine vertébrale droite. Coupes sagittales. — VJ, veine jugulaire; VV, veine vertébrale; TV, tronc veineux brachio-céphalique. Les vaisseaux sont remplis par une injection de bleu de Prusse poussée dans le tronc veineux et qui a forcé les valvules. La jugulaire est en avant, la vertébrale en arrière. La coupe de gauche montre l'ouverture de l'efférent du ganglion cervical, juste entre celles de la jugulaire et de la vertébrale. La coupe de droite, faite un peu plus en dehors, montre que la substance lymphoïde du ganglion se prolonge jusque près de l'abouchement des voies lymphatiques dans le tronc veineux. Grossissement de 6 diamètres.

supérieures du cou, à l'endroit où a été faite la saignée, et qu'il a été absorbé par les lymphatiques béants au niveau de la plaie. Cette hypothèse, que **Fleury** considère comme très vraisemblable, ne peut guère être maintenue. En effet, les sinus peuvent contenir du sang, même chez des animaux qui ont été sacrifiés autrement que par la saignée; section du bulbe, destruction de l'encéphale, par exemple. Le fait peut être observé aussi chez des embryons âgés chez lesquels les ganglions sont bien développés, l'animal ayant été, par exemple, fixé en entier dans le formol.

Une deuxième interprétation, que **Fleury** admet également

comme possible, en même temps que la précédente, est le reflux du sang de la veine jugulaire dans le ganglion. C'est, à mon avis, la véritable interprétation du phénomène, et la seule. Il n'est pas nécessaire de dire avec **Fleury** que le fait a pu se produire « les valvules lymphatico-veineuses étant devenues insuffisantes dans les mouvements violents de défense et d'agonie de l'animal ». Il existe en général des valvules à l'ouverture de l'efférent, mais elles sont inconstantes et ne peuvent en rien

Fig. XXXVI. — *Canard domestique.* — Ganglion cervical au niveau de l'ouverture du sinus efférent dans la veine jugulaire. La veine jugulaire (VJ) dont on ne voit qu'une partie est coupée transversalement; la coupe est faite juste au niveau du confluent de la vertébrale, qu'on ne peut voir sur la figure. — E, sinus efférent; Va, valvule. Du bleu de Prusse avait été injecté par le lymphatique afférent. On voit que le bleu, qui remplit les sinus de la terminaison du ganglion, est arrivé jusque dans la jugulaire. On voit aussi que la substance du ganglion se prolonge jusqu'à l'ouverture des voies lymphatiques dans le système veineux. Grossissement de 35 diamètres.

empêcher le reflux du sang. Ce sang, du reste, n'existe que dans le ganglion et dans l'efférent; il est beaucoup plus rare d'en trouver dans l'afférent, ce qui ne se comprendrait pas avec l'hypothèse de **Lauth**. L'efférent et les sinus voisins de l'efférent en contiennent toujours plus que le reste du ganglion; souvent la présence du sang est limitée à l'efférent, qui est bourré d'hématies tandis que les sinus du ganglion en contiennent peu.

Chez l'animal qui vient d'être sacrifié par section des carotides, il est très fréquent de trouver l'efférent absolument coloré; le pôle inférieur du ganglion est aussi rosé, le reste de l'organe a gardé sa teinte jaune. On peut, du reste, s'assurer expérimentalement de la facilité avec laquelle se produit le reflux : la cage

thoracique étant ouverte et le ganglion mis à nu avec précautions, on exerce une pression du doigt sur le confluent jugulaire et on voit le sang refluer dans l'efférent et dans le ganglion. En ayant soin de mettre une ligature sur le tronc veineux avant et après le confluent jugulaire, il n'est pas difficile d'injecter le ganglion par la veine.

Enfin, la présence du sang dans les sinus, très fréquente au niveau des ganglions cervicaux, est beaucoup plus rare pour les ganglions lombaires, ce qui cadre bien ici avec l'éloignement du confluent veineux. Dans ce cas, il faut admettre un reflux du sang par le canal thoracique, à moins de supposer qu'il ne vienne des veines du bassin[1].

Une troisième explication a été fournie par **Retterer** (1902) : les ganglions lymphatiques du Canard sont des lieux de formation de globules rouges. Certaines cellules du ganglion subissent la « dégénérescence hémoglobique » de leur cytoplasma; le protoplasma périphérique qui unissait ces différentes cellules en un syncytium fond, la cellule devient libre et forme un globule rouge nucléé; comme chez les Mammifères, d'après **Retterer**, le ganglion lymphatique des Oiseaux élabore des hématies.

J'ai cherché sans succès à vérifier la description de **Retterer**. Je ne veux pas absolument nier que le ganglion lymphatique des Oiseaux puisse former des hématies; cependant, je dois dire que, aussi bien dans les embryons que dans les jeunes animaux et les animaux complètement développés, chez le Canard, objet d'étude de **Retterer**, je n'ai pu trouver les formes jeunes de globules rouges, si facilement visibles dans la moelle osseuse des jeunes Oiseaux, Canards, Pigeons, Poulets, où je les ai étudiées, et fort bien décrites et figurées dans les travaux récents de **Dantchakoff** (1908 et 1909 *b*).

1. Lorsqu'on injecte les ganglions lombaires, par piqûre de la membrane interdigitale par exemple, on voit quelquefois le bleu de Prusse, après avoir rempli le ganglion et les lymphatiques qui accompagnent l'artère sacree, passer dans le cercle veineux hypogastrique et dans la veine mésentérico-coccygienne. Ce passage se fait par les cœurs lymphatiques, persistants chez les Palmipèdes, qui s'ouvrent dans les veines coccygiennes et dont les lymphatiques afférents sont en relation directe avec les plexus qui accompagnent les vaisseaux honteux internes. En dehors de celles que présentent les cœurs lymphatiques, je ne puis dire s'il existe d'autres communications directes des lymphatiques avec les veines du bassin, comme l'admettaient **Lauth** et **Fohmann**.

Je crois donc que le sang qui existe dans les sinus provient des veines par reflux. Cependant, une dernière hypothèse doit être examinée. On sait que, chez certains Mammifères (Rat, Mouton, Porc, Bœuf, Chèvre, etc.), on trouve souvent des ganglions colorés en rouge. Dans ces ganglions, les sinus sont remplis de sang. Ces ganglions ont été décrits comme des glandes hémolymphatiques, organes particuliers, distincts des ganglions lymphatiques, et caractérisés par ce fait que, dans l'intérieur de la glande, les vaisseaux sanguins communiqueraient avec les sinus lymphatiques, d'où la réplétion habituelle des sinus par le sang. D'après **Weidenreich** (1904), à qui on doit une étude très complète de ces organes chez le Mouton, la glande hémolymphatique a la disposition générale du ganglion des Mammifères avec sa substance corticale contenant les follicules, et sa substance médullaire spongieuse; à la périphérie, on trouve sous la capsule un vaste sinus; mais, de même que les sinus de la substance spongieuse, ce sinus marginal est rempli de sang. Ce sont des espaces sanguins, unis étroitement avec le système veineux du ganglion, par l'intermédiaire des espaces du tissu réticulé, et aussi, au moyen d'orifices, de communications directes. La glande est absolument privée de vaisseaux lymphatiques. La circulation sanguine s'y fait de la façon suivante : une partie du sang artériel passe dans les veines au travers d'un réseau capillaire habituel, une autre partie passe dans les veines par l'intermédiaire des espaces du tissu réticulé.

La question se pose donc de savoir si les ganglions lymphatiques que nous avons décrits chez les Oiseaux ne seraient pas des glandes hémolymphatiques analogues à celles qui ont été trouvées chez les Mammifères, d'autant plus que certains auteurs prétendent avoir rencontré des glandes hémolymphatiques chez des Oiseaux. En effet, **Vincent et Harrison** (1897, p. 176) décrivent chez la Poule (*Gallus bankiva*) et la Dinde (*Meleagris gallopavo*), de petites glandes hémolymphatiques situées à la face postérieure du sternum, à son extrémité caudale. Leur description est très succincte et ils ne donnent pas de figure. De plus, parlant de l'Oie et du Canard, ils disent que la recherche des glandes hémolymphatiques fut négative, et ne signalent même

pas l'existence des ganglions lymphatiques, déjà connus pourtant, bien développés dans ces espèces, et relativement faciles à retrouver. Chez la Poule et la Dinde, je n'ai pu observer jusqu'ici, ni les glandules hémolymphatiques signalées par **Vincent et Harrison**, ni, du reste, aucun ganglion lymphatique.

Pour savoir si les ganglions des Palmipèdes n'étaient pas des glandes hémolymphatiques, j'ai injecté les vaisseaux sanguins avec une masse à la gélatine au bleu de Prusse, ou au carmin, poussée dans la carotide ou dans l'aorte. J'ai pu obtenir d'excellentes injections des vaisseaux des ganglions dans lesquelles le réseau sanguin était parfaitement rempli, la masse à injection n'étant nullement passée dans les sinus. L'indépendance de la circulation sanguine, la formation du ganglion sur le trajet d'un lymphatique, la présence de nombreux centres germinatifs permettent donc de dire que les ganglions que nous avons décrits chez les Oiseaux sont de vrais ganglions lymphatiques. Cette conclusion ne préjuge nullement, du reste, soit de la nature véritable des glandes hémolymphatiques des Mammifères, soit de l'existence possible de glandes hémolymphatiques véritables chez les Oiseaux.

Fig. XXXVII. — *Canard domestique.* — Ganglion cervical dont les vaisseaux sanguins ont été injectés par une masse à la gélatine au bleu de Prusse poussée dans le tronc artériel brachio-céphalique. La figure représente les vaisseaux d'un seul follicule qu'on aperçoit comme une zone arrondie un peu plus claire que le tissu voisin. On voit, à gauche en bas, une artère pénétrer le ganglion et le follicule, donner naissance à un réseau capillaire dont le sang est repris par deux grosses veines qui embrassent le follicule. Grossissement de 65 diamètres.

Les vaisseaux sanguins du ganglion ont, d'une manière générale, la même disposition que chez les Mammifères; mais, il

n'y a pas de hile, et les artères pénètrent en des points variables et multiples. Elles suivent plus ou moins longtemps le tissu conjonctif de la capsule et se résolvent en petites branches qu'on trouve dans les travées du tissu spongieux entourées d'une mince couche de tissu lymphoïde. Arrivés au voisinage des follicules, les rameaux artériels s'y résolvent, comme chez les Mammifères, en un riche réseau capillaire. Ce réseau capillaire est repris par des veines énormes, plus considérables que chez les Mammifères,

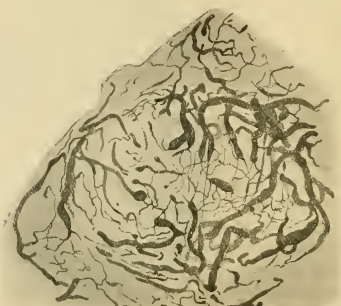


Fig. XXXVIII. — *Canard domestique.* — Ganglion cervical dont les vaisseaux sanguins sont injectés par une masse à la gélatine au bleu de Prusse. Réseau vasculaire d'un follicule. Remarquer la manière dont les capillaires s'abouchent dans les ampoules veineuses qui embrassent le follicule comme les doigts de la main. Grossissement de 75 diamètres.

dont la disposition en corbeilles autour des follicules, se voit nettement sur la figure XXXVIII.

La manière dont s'abouchent les capillaires dans ces origines veineuses est intéressante : les rameaux veineux initiaux forment des culs-de-sac branchés, comme les doigts de la main, sur une veine plus importante. Ces culs-de-sac embrassent le follicule. Les capillaires s'ouvrent brusquement dans ces ampoules veineuses. On voit ainsi une ligne de démarcation nette entre la terminaison du réseau capillaire et l'origine du système veineux, disposition analogue à celle que **Ranvier** a montrée en beaucoup d'organes, et qui se voit, par exemple, si bien, dans

les pelotons vasculaires de l'épiploon du Lapin, lorsqu'on les a injectés.

Développement.

Le développement des ganglions lymphatiques des Oiseaux n'a été étudié à ma connaissance que par **Retterer** (1902) et par **Pensa** (1907). Les recherches de **Retterer** chez le Canard concernent seulement la vie post-embryonnaire et les modifications subies par les ganglions à des stades où ils sont depuis longtemps formés. Chez le Canard de deux ans, d'après **Retterer**, le ganglion cervical présente bien l'aspect décrit par **Vialleton** et **Fleury** chez l'Oie : nodules disséminés dans toute l'étendue de l'organe et reliés par des cordons cellulaires anastomosés. Chez des Canards de huit mois à un an, il est, au contraire, des ganglions qui offrent une apparence bien différente : la plus grande partie de l'organe est constituée par une masse pleine et continue; de distance en distance, et surtout vers la périphérie, on aperçoit quelques cordons; on assiste, en ces points, à la transformation du tissu plein en tissu réticulé. Le protoplasma se différencie en réticulum chromophile et en hyaloplasma; ce dernier subit une fonte; ainsi se forme le réseau. Chez des Canards de deux mois, l'auteur trouve des ganglions encore moins évolués, les uns pleins, les autres spongieux (1902, *b*, p. 193). « En résumé, plus l'Oiseau est jeune, plus sont étendues et abondantes les parties pleines et compactes du ganglion » (1902, *a*, p. 351).

D'après cette description de **Retterer**, on pourrait croire que les ganglions des Oiseaux sont formés par un tissu lymphoïde compact dans lequel cordons et sinus n'apparaissent que secondairement. Pareille conclusion serait absolument inexacte, et, comme l'a déjà fait remarquer **Pensa**, **Retterer** n'y est arrivé que par l'étude d'animaux jeunes chez lesquels les ganglions sont depuis longtemps développés; comme nous le verrons plus loin, l'étude des premières phases du développement de ces organes montre que les faits doivent subir une interprétation toute différente.

Les recherches de **Pensa**, entreprises chez l'Oie, sont beaucoup plus complètes; ce sont les seules qui concernent le développement proprement dit. En voici le résumé :

Chez l'embryon de la fin du 6e jour, on voit dans le mésenchyme, au côté dorsal de la veine jugulaire, des fissures et lacunes revêtues d'un endothélium. Ce sont des cavités lymphatiques; quelques-unes de ces lacunes commencent à s'ouvrir dans l'extrémité caudale de la veine ou dans le canal de Cuvier. Vers la fin du 7e jour, ces lacunes confluent pour constituer un canal accolé au côté dorsal de la veine jugulaire. Ce vaisseau lymphatique, simple ou double, ou multiple même, satellite de la veine jugulaire, prend l'aspect d'un plexus au point où le vaisseau va se jeter dans le système veineux, à la confluence des veines jugulaire et sous-clavière. A la fin du 8e jour, le tronc lymphatique se dilate, au niveau de la thyroïde, et dans l'intérieur de cette cavité lymphatique, on commence à apercevoir, vers sa terminaison dans la jugulaire, des cloisons qui vont d'une paroi à l'autre; plus bas, la cavité est formée de cavités secondaires qui s'ouvrent dans le confluent veineux. Plus tard, le mésenchyme se condense dans les travées qui deviennent plus nombreuses et plus épaisses, et au 15e jour on distingue, dans le tissu de ces travées, les premiers éléments lymphoïdes. Au 18e jour, le ganglion a une structure spongieuse; les cavités représentent les sinus, les travées qui les séparent représentent les cordons; l'accumulation de cellules mésenchymateuses en certains points produit plus tard, au 21e jour, les follicules, qui n'acquièrent leur développement définitif que dans la vie extra-ovulaire. Le développement des ganglions lombaires est identique : au 6e-7e jour, on observe, de chaque côté de l'aorte, un large canal lymphatique qui, au 8e jour, commence à être cloisonné par des travées secondaires qui, dans les stades suivants, se compliquent, et dans lesquelles les cellules lymphoïdes apparaissent au 15e jour. Au 21e jour, les différents éléments du ganglion, cordons, sinus, follicules, sont déjà formés, mais les sinus occupent encore une place infiniment plus grande que le tissu lymphoïde.

Il résulte de cette description que les ganglions lymphatiques

de l'Oie se forment par cloisonnement d'une cavité lymphatique primitive et que le ganglion apparaît comme la modification d'un gros tronc lymphatique en un point déterminé de son parcours

Mes recherches ont été faites sur le Canard domestique dont j'ai pu avoir des embryons nombreux. Les œufs, de provenance connue, étaient couvés par des Poules; la date du début de l'incubation était soigneusement inscrite sur chaque œuf; les jours sont comptés à partir du lendemain du début de l'incubation, de sorte que les désignations : embryon du 15e, du 20e jour signifie en général : embryon de la fin du 15e jour, de la fin du 20e jour. Pour les stades éloignés, stades auxquels se forment les ganglions, une différence de quelques heures n'a du reste que peu d'importance. On sait que la durée de l'incubation du Canard est de vingt-huit à trente jours.

Certains embryons ont été injectés au bleu de Prusse par piqûre; je ne pouvais cette fois espérer introduire l'aiguille directement dans un tronc lymphatique, mais j'ai réussi l'injection des vaisseaux et des ganglions, par piqûre dans le tissu conjonctif sous-cutané du cou pour les ganglions cervico-thoraciques, et par piqûre de la membrane interdigitale pour les ganglions lombaires.

Les embryons injectés ont été le plus souvent fixés entiers dans le formol à 10 p. 100. Pour fixer les ganglions non injectés, j'ai, chez les plus gros embryons, enlevé la peau et les parties molles de la région antérieure du cou en me servant de la thyroïde comme point de repère; j'ouvrais aussi la cavité abdominale, et j'enlevais avec précautions la masse intestinale; l'embryon entier ou les régions intéressantes seules étaient alors immergés dans les liquides fixateurs. Je faisais des coupes en série de la région du ganglion, transversales ou axiales suivant les cas, en me servant de la thyroïde comme point de repère. Pour les ganglions lombaires, l'opération est encore plus facile, à cause des rapports invariables de ces organes avec l'aorte et les branches artérielles qui en partent.

Les embryons plus petits étaient fixés en entier dans le liquide de Bouin, ou le formol à 10 p. 100, ou le Zenker; pour faciliter

la fixation des ganglions lombaires, j'incisais l'abdomen. Les coupes en série des ganglions injectés ont été toutes faites après inclusion à la celloïdine; pour les ganglions non injectés, j'ai utilisé le plus souvent des séries à la paraffine. Chez les jeunes embryons, je coupais tout le cou; chez les gros embryons, je coupais seulement la région de la thyroïde, après avoir séparé la colonne vertébrale, et gardé toute la région antérieure du cou et du thorax, depuis l'extrémité supérieure de la thyroïde, et au-dessus, jusqu'à la base du cœur.

Pour les ganglions lombaires, je coupais la région du rachis, en repérant à la loupe la naissance des branches aortiques; chez les plus gros embryons, j'ai trouvé préférable de ne pas détacher du rachis l'aorte et les ganglions; la pointe de fins ciseaux étant introduite dans le canal rachidien, je détachais la lamelle osseuse formant la paroi antérieure de ce canal, assez largement pour que l'aorte, les branches artérielles et les ganglions y conservent leurs attaches et leur appui.

D'une manière générale, comme on le verra plus loin, les résultats que j'ai obtenus chez le Canard s'éloignent peu des conclusions des recherches de **Pensa** chez l'Oie; mais elles les précisent et les complètent en des points importants. Toutefois, mes résultats diffèrent absolument sur une question primordiale : la détermination des stades du développement. D'après mes recherches chez le Canard, le développement des ganglions est plus tardif que d'après la description de **Pensa** chez l'Oie. Quelle en est la raison? Cette différence tient-elle à l'espèce? C'est possible, et je n'ai pas eu entre les mains le matériel nécessaire pour vérifier cette explication. Mais dans la description de **Pensa** et dans sa détermination des stades, une chose frappe : l'étude du développement s'arrête au 21ᵉ jour. A plusieurs reprises, l'auteur parle de cette date du 21ᵉ jour comme si elle marquait la fin de l'incubation. Toute la période du développement (la plus importante pour les ganglions lymphatiques), qui s'étend entre le 20ᵉ et le 30ᵉ jour est laissée de côté. On peut se demander si, en limitant son étude au 21ᵉ jour, l'auteur n'a pas fait une confusion et s'il n'a pas attribué à l'incubation une durée de trois semaines comme

chez le Poulet alors que chez l'Oie, elle est de trente jours[1].

J'ai poursuivi l'étude du développement au delà de la période embryonnaire. J'ai eu à ma disposition des animaux âgés de 8 jours, 15 jours, un mois, six semaines. Cette période est intéressante, car il s'y produit des modifications importantes des ganglions.

Voici maintenant mes résultats :

Ganglions cervicaux.

Chez des embryons de Canard du 12e jour de l'incubation, on trouve de chaque côté du cou, ordinairement au côté dorsal de la veine jugulaire, un vaisseau lymphatique déjà bien formé qui est quelquefois accompagné d'un second vaisseau, qui descend le long du cou en suivant la veine jugulaire et va se jeter au confluent veineux. A son extrémité caudale, ce tube lymphatique est parfois dilaté et sa cavité est quelquefois remplacée par plusieurs cavités, peu nombreuses, communiquant les unes avec les autres et s'ouvrant dans le système veineux, au confluent jugulaire. On observe quelquefois d'un côté, une cavité unique, et de l'autre plusieurs cavités. A ce moment, on ne trouve pas encore trace de ganglion, mais la place où il se formera est déjà déterminée par le renflement du vaisseau au niveau et au-dessous de la région thyroïdienne. De plus, à ce stade déjà, on peut trouver en quelques points, de petits bourgeons conjonctifs qui refoulent la paroi du vaisseau et proéminent dans sa cavité. Mais ce début de cloisonnement n'est vraiment apparent qu'à des stades ultérieurs, au 14e et surtout au 18e jour. En certains points, on observe que les cellules mésenchymateuses, au voisinage de la paroi vasculaire, sont plus serrées et accumulées; en d'autres points, ces petits nodules forment une légère saillie mamelonnée dans la cavité lymphatique dont ils

1. Cette explication n'est cependant pas suffisante, car elle ne rend pas compte de la précession des stades. Faudrait-il alors supposer que l'auteur ait ignoré la date du début de l'incubation, mais que, ayant assisté à l'éclosion, et ayant noté également la date du prélèvement de chaque œuf, il ait déterminé l'âge de chacun de ses embryons, en se basant sur le jour de l'éclosion appelé 21e jour? En ajoutant 9 jours à la désignation de chaque stade, les stades de **Pensa** coïncident avec les miens.

repoussent l'endothélium; en d'autres encore, c'est un véritable bourgeon qui s'avance dans la lumière du vaisseau; plusieurs bourgeons proéminent en différents points, se soudent et forment une travée qui divise complètement la cavité; quelquefois trois bourgeons ou plus s'avancent ainsi les uns vers les autres :

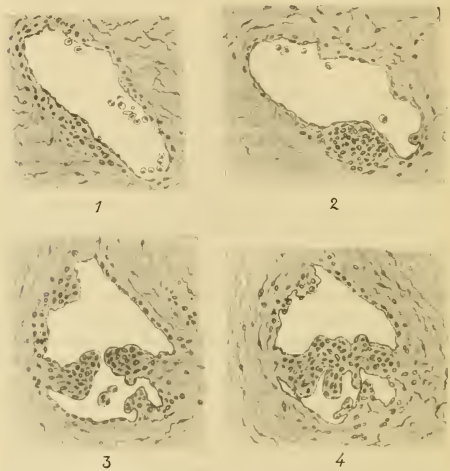


Fig. XXXIX. — *Embryon de Canard du 18e jour.* — Lymphatique cervical coupé transversalement en différents points de haut en bas. Ébauche du ganglion. Bourgeons mésenchymateux refoulant l'endothélium du vaisseau et cloisonnant sa cavité. 225 diamètres.

la cavité se trouve ainsi divisée par un réseau déjà compliqué. Les cavités secondaires sont les futurs sinus, les travées, les futurs cordons. Souvent, avant de se souder à un autre, un bourgeon présente des bourgeons secondaires; ainsi, le cloisonnement progresse et se complique.

Ce phénomène se poursuit dans les stades suivants, de sorte que, à partir du 22e jour, le ganglion a pris l'aspect d'une petite

masse spongieuse placée sur le trajet du lymphatique. Dans la plupart des cas, le phénomène de cloisonnement n'a pas interrompu la lumière du vaisseau principal et il a ménagé, au centre ou à la périphérie de la masse spongieuse, une cavité tubulée plus grande qui représente la lumière du vaisseau lymphatique, dans lequel le cours direct de la lymphe n'a pas été interrompu. Un pareil ganglion, que l'on voit sectionné par exemple, suivant son axe, dans la figure 1, Pl. XI, donne une idée tout à fait schématique du ganglion lymphatique du Canard. La portion du vaisseau lymphatique qui se trouve située au-dessus du ganglion devient l'afférent, la portion située au-dessous devient l'efférent, la portion située dans le ganglion devient le sinus central ou principal; ce dernier est souvent excentrique, mais parfois exactement central; il peut être aussi plus ou moins tortueux, central en un point, latéral en d'autres. Ce sinus principal est le plus souvent rempli de sang; il en est de même des sinus les plus inférieurs, dont quelques-uns semblent, du reste, communiquer avec la veine par des ouvertures distinctes.

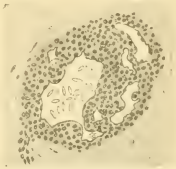


Fig. XI. — *Embryon de Canard du 22e jour.* — Coupe transversale d'un ganglion cervical. Sinus central représentant la lumière du lymphatique primitif; il contient des globules rouges. Sinus de la substance spongieuse encore peu développés. A gauche, en bas, pénétration d'un vaisseau sanguin. 200 diamètres.

La présence du sang dans les sinus chez des embryons dont le cou n'a pas été sectionné et qui ont été fixés intacts et, pour ainsi dire, encore vivants, montre qu'il s'agit là d'un processus physiologique qu'explique facilement la proximité de la veine. La réplétion des veines par le sang, chez les animaux morts depuis quelque temps, s'accompagne tout naturellement d'un reflux du sang dans le système lymphatique dans les points où il se trouve en communication directe avec le système veineux.

Déjà, au 22e jour, on peut observer dans le ganglion deux phénomènes nouveaux et importants : c'est d'abord l'arrivée des vaisseaux sanguins, qui viennent du tissu conjonctif voisin,

abordent l'organe en différents points et pénètrent dans les travées principales; c'est, d'autre part, l'apparition des cellules lymphoïdes dans ces travées.

Je ne prétends pas résoudre ici la question si générale et encore discutée de savoir si les cellules lymphoïdes, qui envahissent le tissu conjonctif des organes hématopoiétiques et des ganglions en particulier, viennent du sang par diapédèse ou se sont formées *in situ* aux dépens du mésenchyme. On peut résumer l'état de la question en rangeant en trois catégories les opinions différentes qui ont été exprimées à ce sujet, d'après les recherches faites chez les Mammifères :

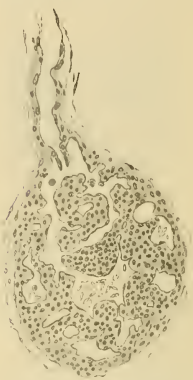


Fig. XLI. — *Embryon de Canard du 22e jour.* — Ganglion cervical coupé transversalement. Ouverture d'un afférent accessoire dans les sinus de la substance spongieuse. 200 diamètres.

1° Les lymphocytes, qui sont les premiers leucocytes apparus dans le sang des embryons, dérivent du feuillet vasculaire où ils se sont formés aux dépens des cellules sanguines primitives. Ces lymphocytes sanguins, vont ensuite, par diapédèse, gagner le tissu de l'organe lymphoïde.

2° Les lymphocytes se forment et se multiplient dans le mésenchyme ; ils constituent en des points multiples de petits îlots lymphoïdes, réserves de cellules. que le sang, jouant alors le rôle d'intermédiaire, va distribuer dans les points où se forment les ganglions[1]. Pour certains

1. **Saxer** (1896) a décrit, précédant la formation des lymphatiques tubulés aux dépens desquels va se développer le ganglion, des amas de cellules rondes lymphoïdes dans le tissu conjonctif. Nous n'avons pas encore vu de pareilles formations chez les Oiseaux. Chez les embryons de Canard, on trouve de chaque côté du cou, en de nombreux points, et dans la région même où se développent les ganglions, c'est-à-dire entre la veine jugulaire et le tube digestif, des amas de cellules arrondies à protoplasma granuleux, et qui sont des lobules adipeux en formation.

auteurs, l'arrivée des cellules lymphoïdes dans le jeune ganglion coïncide avec la formation du thymus qui serait leur principal foyer d'origine.

3° Les lymphocytes des ganglions naissent sur place, par transformation des cellules mésenchymateuses en cellules lymphoïdes.

Je crois que c'est cette dernière théorie qui contient la plus grande part de vérité.

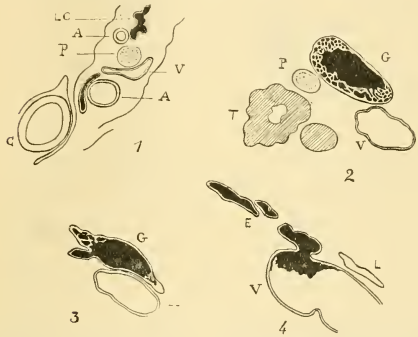


Fig. XLII. — *Embryon de Canard du 25e jour.* — Ganglion cervical injecté par piqûre du tissu conjonctif sous-cutané de la partie supérieure du cou. Coupes transversales successives. — LC, lymphatique cervical sur lequel se forme, plus bas, le ganglion, G; C, carotide; V, veine jugulaire; P, pneumogastrique; T, thyroïde; A, A, artères cervicales; E, lymphatique efférent; L, lymphatique non injecté qui est probablement une des branches de terminaison du canal thoracique. En 1, on voit un deuxième lymphatique injecté qui va se jeter plus bas (en 3) dans la partie inférieure du ganglion. En 4, on voit l'abouchement de l'efférent dans la veine, dont la lumière contient du bleu de Prusse. Grossissement de 20 diamètres.

La mobilité des cellules mésenchymateuses est connue aujourd'hui. Il est difficile de penser que la formation des premiers lymphocytes soit limitée au feuillet vasculaire, et si alors on admet la naissance, en différents points de l'organisme, de cellules lymphoïdes aux dépens du mésenchyme, on ne voit aucune impossibilité à ce qu'il s'en produise également sur place, au niveau du ganglion. La formation du tissu lymphoïde dans

l'ébauche de l'organe est un phénomène secondaire, analogue pour les Mammifères et pour les Oiseaux, et qui est assez exactement contemporain de la pénétration des vaisseaux sanguins. On peut se demander alors si ce ne sont pas ces vaisseaux qui, en pénétrant dans le tissu conjonctif de l'organe,

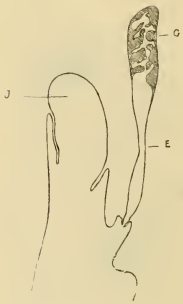


Fig. XLIII. — *Embryon de Canard du 22e jour.* — Lymphatique efférent (E) du ganglion cervical (G). Coupe sagittale passant par le confluent jugulaire. Reconstruction dans un seul plan d'après 8 coupes successives. On voit que l'efférent s'ouvre dans le tronc veineux juste au-dessous de l'abouchement de la jugulaire (J) dont on aperçoit les valvules. L'efférent présente des valvules précédées d'une petite ampoule veineuse. Par suite de l'obliquité du ganglion, la partie inférieure de l'organe est seule comprise dans la coupe. On y distingue le sinus central, en continuité avec l'efférent.

Fig. XLIV. — *Embryon de Canard du 18e jour.* — Coupe sagittale du cou, passant par l'axe de la veine jugulaire dont on voit l'abouchement dans le tronc veineux, avec deux valvules. A gauche de la figure, le pneumogastrique, suivant la face postérieure de la veine. Entre le pneumogastrique et la veine, lymphatique efférent du ganglion cervical, dont l'axe est ici parallèle à celui de la veine et qui s'ouvre dans le conduent veineux, à côté d'une valvule. La continuité des deux parties de l'efférent, séparées sur cette coupe, résulte de l'examen des coupes successives. Grossissement de 55 diamètres.

y apportent des cellules mésenchymateuses périvasculaires se transformant aussitôt en éléments lymphoïdes. Les premières recherches que j'ai faites sur le développement de la moelle osseuse cadreraient assez bien avec cette hypothèse : les éléments lymphoïdes des espaces médullaires primitifs semblent provenir surtout des cellules mésenchymateuses périvasculaires

apportées par les premiers bourgeons vasculaires sanguins[1].

Quoi qu'il en soit de cette origine des cellules lymphoïdes, on remarque déjà dans l'embryon de Canard du 22e jour, que les éléments s'accumulent au voisinage du sinus central du ganglion. Cette disposition s'accentue dans les stades suivants et déjà au 26e jour, comme dans la figure 8, Pl. XI, on peut voir, sur une coupe transversale, une disposition vraiment schématique : le sinus principal au centre, autour de lui, l'ébauche de la substance lymphoïde dans laquelle apparaîtront plus tard les follicules, plus en dehors la substance spongieuse avec ses cordons et ses sinus, ces derniers communiquant par des sinus intermédiaires avec le sinus central; plus en dehors encore, la capsule, qui représente l'enveloppe conjonctive du vaisseau primitif.

Les petites masses de tissu lymphoïde avoisinant le sinus central ne méritent pas encore le nom de follicules, elles n'en ont nullement l'aspect et ne possèdent pas de centres germinatifs. **Pensa**, dans les ganglions cervicaux de l'embryon d'Oie du 21e jour, signale la présence de follicules, en faisant toutefois cette réserve que ces follicules n'acquièrent leur développement définitif que dans la vie extra-ovulaire. En réalité, d'après mes recherches chez le Canard, c'est seulement après l'éclosion, et, le plus souvent, quelques semaines après, qu'apparaissent les véritables follicules avec leur centres germinatifs, et encore sont-ils moins nombreux et moins apparents que plus tard. Voici pourquoi : dans ces masses lymphoïdes, on voit des signes d'une multiplication cellulaire active, les mitoses sont nombreuses. Seulement, au lieu d'être réparties comme plus tard en certains points déterminés et isolés, les produits de la

1. Les vues que j'exprime ici sur l'origine des lymphocytes des ganglions embryonnaires sont d'accord avec les résultats des recherches de **Maximoff** (1907-1909) sur la formation du sang chez les embryons de Mammifères. Pour **Maximoff**, des lymphocytes naissent des cellules sanguines primitives non hémoglobiques dans les îlots du feuillet vasculaire; mais il admet, de plus, que des cellules lymphoïdes, ayant même valeur que les précédentes, se forment aux dépens des cellules mésenchymateuses, particulièrement des cellules mésenchymateuses qui entourent les vaisseaux. Enfin, les cellules endothéliales vasculaires peuvent prendre part à la formation de ces éléments. **Dantschakoff** (1908-1909), dans ses recherches sur l'histogénèse du sang et du tissu conjonctif dans l'embryon des Oiseaux, est arrivée à des conclusions analogues.

multiplication étant rejetés en dehors d'une façon régulière, ce qui produit le follicule, les figures de multiplication sont ici distribuées irrégulièrement partout où se trouve la substance lymphoïde. Cette dernière s'accroît, par suite, d'une façon considérable. A la fin de la période embryonnaire, les petites masses lymphoïdes sont très peu développées à côté des sinus encore très larges, d'où l'aspect spongieux du ganglion; vers l'âge de six semaines, les masses lymphoïdes se sont accrues énormément, comprimant les sinus qui semblent n'occuper qu'une petite partie de la surface de la coupe. Dans cette masse lymphoïde, on voit par places, peu nombreux, des centres de multiplication plus actifs qui forment de véritables follicules, mais, en dehors de ces centres, on trouve de nombreuses karyokinèses de cellules lymphoïdes, répandues un peu partout. Les cordons ont, à ce stade, peu d'importance. Plus tard et graduellement, les multiplications cellulaires se cantonnent en des points déterminés, les follicules, qui finissent par être les seuls lieux de formation des cellules lymphoïdes.

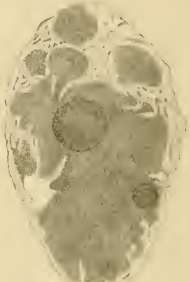


Fig. XLV. — *Canard domestique âgé de six semaines.* — Ganglion cervical. Coupe transversale. A gauche, sinus principal, continuation de l'afférent, et en communication avec les sinus de la substance spongieuse. Remarquer l'abondance du tissu lymphoïde, le faible développement de la substance spongieuse, la différence entre les vrais follicules (centres germinatifs) et les nodules lymphoïdes circonscrits (faux follicules), le petit nombre des follicules. Grossissement de 40 diamètres.

C'est cette évolution spéciale, produite dans les deux premiers mois de la vie, que **Retterer** a décrite comme une transformation du tissu lymphoïde plein en tissu lymphoïde spongieux, pourvu de cordons et de sinus. On vient de voir que cet état compact, « plein », comme l'appelle **Retterer**, est un état intermédiaire, dû à une multiplication cellulaire active et généralisée, et qu'il succède à un état spongieux du ganglion [1].

1. **Retterer** (1902) trouve l'aspect de nodules disséminés dans toute l'étendue de l'organe et reliés par des cordons cellulaires anastomosés chez le Canard de

Les follicules avec leurs centres germinatifs sont encore peu nombreux chez le Canard de deux mois. Ils augmentent de nombre avec l'âge, comme l'ont déjà vu **Baum et Hille** (1908), chez les Mammifères. Chez les vieux animaux, le ganglion subit des phénomènes régressifs : diminution du nombre des centres, atrophie du tissu lymphoïde, plus ou moins remplacé par du tissu adipeux. **Baum et Hille** ont bien montré ces faits chez les Mammifères [1].

Ganglions lombaires.

Le développement des ganglions lombaires est analogue à celui des ganglions cervicaux.

Chez l'embryon de Canard du 12e jour de l'incubation, on trouve de chaque côté de l'aorte lombaire une large cavité lymphatique tubulée qui reçoit du côté caudal les lymphatiques du bassin et qui se prolonge vers la tête par les canaux thoraciques. Sur une coupe transversale, chacune de ces cavités se présente sous la forme d'un triangle, dont le petit côté, concave, embrasse la convexité du vaisseau aortique, dont un grand côté s'applique exactement à la colonne vertébrale, dont l'autre rejoint l'aorte aux parties latérales du rachis, la pointe du triangle atteignant ou dépassant le cordon sympathique. Ces rapports expliquent que, dès le début de leur développement, les ganglions lombaires soient traversés par différents organes. La grande cavité lymphatique qui représente chacun d'eux avant sa formation est, en effet, traversée par les artères qui partent de l'aorte, en particulier par les fémorales, revêtues entièrement

deux ans, tandis qu'il observe l'aspect plein et continu chez des animaux de 8 mois à 1 an. Il est bon de remarquer que des Canards âgés de 8 mois à 1 an ne peuvent plus être appelés de jeunes Canards. **Retterer** dit ensuite trouver les deux aspects : ganglion plein, ganglion spongieux, chez des Canards de 2 mois. Cela tient à ce que la transformation du stade intermédiaire en l'état définitif ne se fait pas à un âge absolument précis ; toutefois l'évolution des ganglions est en général à peu près terminée trois mois après l'éclosion.

1. La régression adipeuse du ganglion lymphatique est connue chez l'Homme. **Rubens-Duval et Fage** (1909), qui ont insisté récemment sur ce phénomène, ont émis à son sujet des considérations intéressantes : ils le comparent à la transformation adipeuse de la moelle rouge et admettent que le ganglion adipeux peut, comme la moelle, entrer de nouveau en activité et reconstituer de nouveaux cordons folliculaires et de nouveaux centres germinatifs.

par l'endothélium de la cavité lymphatique, pendant tout leur trajet au travers de cette cavité; les rapports de contiguïté de la cavité lymphatique primitive avec le sympathique expliquent que plus tard les ganglions nerveux, placés maintenant contre le bord externe du tube prismatique, refouleront l'organe lymphoïde et que leurs filets nerveux le traverseront d'arrière en avant.

Au 12e jour, la cavité lymphatique primitive est largement béante et n'est traversée par aucune cloison. On peut bien cependant, quelquefois, apercevoir par places un bourgeon pariétal refoulant l'endothélium, mais ce début de cloisonnement est en général, à ce stade, insignifiant. Le véritable cloisonnement de la cavité débute un peu plus tard; comme pour les ganglions cervicaux, c'est au 18e jour qu'on commence à le trouver bien marqué; il se fait aussi par des bourgeons conjonctifs qui, refoulant l'endothélium, font saillie dans la cavité lymphatique, et, s'avançant au-devant les uns des autres, se soudent, s'anastomosent et forment des travées et cloisons. Au 18e jour, les travées sont peu nombreuses, on trouve beaucoup de bourgeons pariétaux; le cloisonnement n'est qu'ébauché. Le phénomène s'accentue dans les stades suivants et, au 26e jour, la cavité unique primitive est transformée en un organe spongieux, traversé par un réseau de trabécules qui sont les futurs cordons limitant de grandes cavités qui sont les futurs sinus. Les vaisseaux sanguins ont déjà commencé leur pénétration; les cellules lymphoïdes existent déjà dans les travées; elles y sont réunis en petits nodules irréguliers qui ne peuvent nullement être appelés follicules et qui sont simplement l'ébauche des masses lymphoïdes compactes dans lesquelles se développeront plus tard follicules et centres germinatifs. Comme pour les ganglions cervicaux, les follicules sont en effet une formation tardive. Au 8e jour après l'éclosion, la structure des ganglions lombaires rappelle encore l'état dans lequel on les trouve dans les derniers jours de l'incubation; les nodules lymphoïdes sont simplement un peu plus gros. C'est seulement plus tard, entre quinze jours et 6 semaines, à l'approche du premier mois, qu'apparaissent les véritables follicules; encore, sont-ils à cette époque de la vie, très peu nombreux encore, et on voit ici les

mêmes phénomènes intermédiaires que nous avons décrits dans les ganglions cervicaux : des phénomènes d'active multiplica-

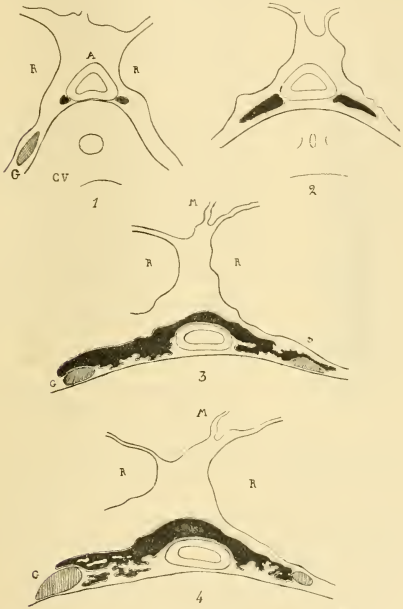


Fig. XLVI. — *Embryon de Canard du 25e jour.* — Ganglions lombaires injectés par piqûre de la membrane interdigitale. Coupes transversales successives, de haut en bas : 1, au niveau des offérents ; 2, juste au-dessus des artères fémorales ; 3 et 4, au-dessous des fémorales. — A, aorte ; R, R, reins ; CV, corps vertébral ; G, ganglion sympathique ; M, racine du mésentère. Remarquer la grosse anastomose passant au-devant de l'aorte, et qui réunit le ganglion droit au ganglion gauche. Grossissement de 20 diamètres.

tion disséminés un peu partout, d'où l'accroissement considérable des masses lymphoïdes compactes, refoulant les sinus; plus

tard, vers le deuxième mois, les mitoses se cantonnent uniquement dans les follicules, d'où l'aspect définitif du ganglion avec ses petites masses lymphoïdes contenant les follicules, disséminées, ou réunies autour d'un sinus central — et sa substance spongieuse avec cordons et sinus.

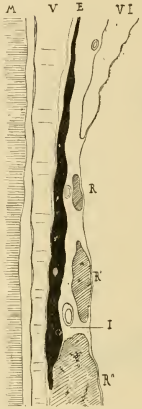


Fig. XLVII. — *Embryon de Canard du 25e jour.* — Ganglions lombaires injectés par piqûre de la membrane interdigitale. Coupe sagittale intéressant un des ganglions dans toute sa longueur. La coupe passe juste en dehors de l'aorte. — E, efférent du ganglion ; V, corps vertébraux ; M, moelle épinière dont le bord antérieur seul est représenté ; VI, veine iliaque ; R, lobule rénal, en arrière duquel se trouve la coupe de l'artère fémorale ; R', R'', rein ; I, artère ischiatique. Grossissement de 8 diamètres.

Pendant le développement des ganglions lombaires, le cloisonnement de la cavité lymphatique primitive est ordinairement complet ; il est plus rare de voir ménagé, comme c'est à peu près la règle dans les ganglions cervicaux, un sinus plus large qui se continue directement avec l'afférent et avec l'efférent ; cependant, cette disposition existe, et nous en avons donné plus haut la description en parlant de la structure des ganglions lombaires.

Ainsi, les ganglions lymphatiques des Lamellirostres se développent par cloisonnement progressif d'un vaisseau lymphatique. C'est là le phénomène principal, mais d'autres processus peuvent s'y ajouter. Nous avons vu plus haut, en étudiant la manière dont l'afférent pénètre dans le ganglion et se continue avec le sinus central, lorsqu'il existe, que la paroi musculaire de ce vaisseau était dissociée par le développement du tissu lymphoïde. Non seulement cette paroi ne reste pas tout entière en dehors du ganglion, mais le tissu lymphoïde peut la dépasser et envahir les lobules adipeux voisins dont certains se trouvent ainsi englobées dans la masse du ganglion[1].

1. Il est possible qu'une partie des petits lobules adipeux qu'on trouve parfois inclus dans les ganglions achevés soient des formations secondaires.

Dans son développement, le ganglion lymphatique finit donc par dépasser, en bien des points, les limites du vaisseau lymphatique qui lui a donné naissance. On voit aussi, dans le tissu conjonctif qui limite le ganglion embryonnaire, de petits vaisseaux lymphatiques secondaires qui s'entourent de cellules lymphoïdes et rejoignent les sinus de la substance spongieuse qu'ils contribuent ainsi à former. La substance spongieuse de l'adulte[1], avec ses cordons et ses sinus, n'est donc pas uniquement formée par cloisonnement d'une cavité primitive; elle s'accroît aussi aux dépens de lymphatiques voisins. Quelle que soit l'origine de ces lymphatiques voisins, qu'ils proviennent de fentes conjonctives ou qu'ils soient dus au bourgeonnement du lymphatique principal, les phénomènes de croissance centrifuge jouent certainement un rôle dans leur extension et dans l'accroissement des sinus et de la substance spongieuse. Au niveau des ganglions lombaires, les phénomènes de cloisonnement sont plus purs que dans les ganglions cervicaux, le tissu lymphoïde dépasse moins les limites de la cavité primitive; et pourtant, des images comme les figures 8 et 11 (Pl. VIII), provenant de ganglions lombaires de Cygne injectés permettent de supposer que, là encore, le bourgeonnement des sinus intervient comme phénomène secondaire.

Essayons maintenant de comparer le développement des ganglions lymphatiques des Oiseaux à celui des ganglions des Mammifères.

L'étude du développement des ganglions lymphatiques des Mammifères a, dans ces dernières années, fait l'objet d'un certain nombre de travaux intéressants, parmi lesquels il faut surtout retenir ceux de **Gulland** (1894), de **Saxer** (1896), de **Ranvier** (1897), de **Kling** (1904) et de **Sabin** (1905 et 1909). Laissant de côté les questions controversées, je me contenterai de résumer ici les résultats des recherches que j'ai faites en collaboration avec M. **Carrau** sur le ganglion poplité du Mouton (**Jolly** et **Carrau**, 1909). Pour avoir des résultats bien compa-

1. Correspondant à la substance médullaire des Mammifères.

rables nous avions choisi ce ganglion, fixe, unique presque toujours, et facilement reconnaissable dès son apparition.

On observe d'abord (embryons de 7 centimètres), à la place où va se développer le ganglion, un groupe de vaisseaux lymphatiques, rapprochés les uns des autres au voisinage de la veine, semblables aux lymphatiques disséminés dans le tissu sous-cutané voisin et de même calibre qu'eux. Plus tard (embryons de 10 centimètres, 10 centimètres et demi, 11 centimètres), le tissu conjonctif qui est intermédiaire à ces vaisseaux subit des modifications importantes : la trame formée par les cellules conjonctives anastomosées devient plus serrée, le nodule conjonctif repousse à la périphérie les vaisseaux lymphatiques qui forment ainsi, par leur rapprochement, l'ébauche du sinus marginal. Au-dessous du nodule, ces vaisseaux forment les afférents du ganglion, au-dessus, ils forment les efférents; dans l'intérieur du nodule, on ne voit aucun vaisseau lymphatique. Déjà, chez un exemplaire de 11 centimètres, on observe la pénétration des vaisseaux sanguins en un point, et l'envahissement du nodule par un réseau de capillaires remplis de globules rouges. Déjà aussi, on voit les cellules lymphoïdes commencer à envahir la trame du nodule; mais elles sont, à ce stade, rassemblées vers le pôle en contact avec les afférents, comme le montrent les coupes faites suivant la direction des lymphatiques. Dans les stades suivants, le nodule s'accroît et l'infiltration lymphoïde s'accentue. Chez un embryon de 17 centimètres et demi, les cellules lymphoïdes sont nettement accumulées à la périphérie, vers le sinus marginal; dans le reste du ganglion, formant un vaste hile, ces cellules sont peu nombreuses et laissent voir la charpente réticulée, encore formée par des cellules conjonctives anastomosées.

Chez l'embryon de 20 centimètres, le ganglion poplité a pris un aspect caractéristique. Sur une coupe transversale médiane, on voit, en dehors, un épaississement du tissu conjonctif formant une sorte de capsule, plus en dedans, le sinus marginal dû à la juxtaposition des vaisseaux lymphatiques primitifs, dont les parois affrontées forment les cloisons principales de ce sinus; les fines travées, qui commencent à apparaître à ce stade

semblent des formations secondaires. En dedans du sinus marginal, se trouve une zone formée par du tissu lymphoïde, et qui est destinée à former à la fois la substance médullaire et la substance corticale du futur ganglion. On commence en effet à y apercevoir des sinus, formation nouvelle partie du sinus marginal. Ce sont les futurs sinus de la substance médullaire; le tissu lymphoïde qui les sépare est l'ébauche des futurs cordons. Cette couche lymphoïde est relativement peu épaisse, la plus grande partie de la coupe du ganglion est occupée par le tissu conjonctif du nodule primitif contenant peu de lymphocytes; cette région importante formera seulement le hile et non la substance médullaire. Ces phénomènes s'accentuent dans les stades suivants (embryons de 21 centimètres et demi, 23 centimètres et demi, 25 centimètres) : les sinus médullaires primitifs prennent de l'extension, la couche lymphoïde s'épaissit, le hile se réduit; les sinus du hile (les efférents) poussent, du côté de la substance corticale, des branches destinées à rejoindre les nombreux sinus partis du sinus marginal. Au stade de 30 centimètres, le réseau des sinus médullaires a pris une très grande extension et forme maintenant, avec les cordons lymphoïdes intermédiaires, la plus grande partie de la substance du ganglion. Ces sinus commencent à se cloisonner. C'est alors qu'apparaît, à la périphérie, une série de bosselures refoulant le sinus marginal qui les coiffe. Ces bosselures représentent l'ébauche de la substance corticale et des follicules, mais elles ne constituent pas encore de véritables follicules et ne renferment jamais de centres germinatifs. Dans les stades suivants (embryons de 36 centimètres, 38 centimètres, 40 centimètres, 45 centimètres), la substance corticale s'accroît lentement; mais c'est seulement à un stade avancé, après la naissance, d'après nos observations, qu'il apparaît de véritables follicules, avec leur centre germinatif et leur couronne de lymphocytes.

Ainsi, la première ébauche du ganglion est formée par un groupe de vaisseaux lymphatiques à direction à peu près parallèle et s'anastomosant. Le tissu conjonctif, situé entre ces vaisseaux, s'accroît et refoule à la périphérie les lymphatiques qui forment ainsi l'ébauche du sinus marginal. Ce nodule pri-

mitif est constitué par des cellules étoilées anastomosées, agencées en une trame plus serrée que dans le tissu conjonctif voisin; elles forment le réticulum primitif, qui est ainsi purement cellulaire; les fibrilles apparaissent tardivement. Le troisième stade est formé par la pénétration des vaisseaux sanguins et le début de l'infiltration lymphoïde. A ce moment, le courant de la lymphe enveloppe complètement le nodule primitif qui n'est encore nullement pénétré par des sinus. Cette pénétration se fait plus tard et elle part d'abord du sinus marginal contre lequel s'accumulent les lymphocytes. Cette couche corticale lymphoïde, traversée par des sinus, représente l'ébauche commune de la substance corticale et de la substance médullaire.

La substance lymphoïde du ganglion contient, à certains stades de son développement embryonnaire, des mégacaryocytes et des cellules éosinophiles à gros noyau ovalaire, analogues à celles de la moelle osseuse, avec de rares mitoses, mais ces éléments ne se voient que pendant une période limitée et sont peu nombreux. A aucun stade, on n'observe l'indice certain de la formation de globules rouges, admise par quelques auteurs dans les ganglions embryonnaires (**Saxer, Retterer**) et même dans les ganglions de l'adulte.

La description précédente montre la différence qui existe entre le développement des ganglions lymphatiques chez les Mammifères et les Oiseaux. Chez le Canard, comme chez le Mouton, le ganglion lymphatique ramené à sa plus simple expression, peut être considéré comme le résultat de l'intrication mutuelle d'un bourgeon lymphatique et d'un bourgeon mésenchymateux. Mais, tandis que, chez le Canard, le vaisseau lymphatique originel est unique et se trouve progressivement cloisonné par des bourgeons mésenchymateux qui le pénètrent, dans le ganglion du Mouton, les lymphatiques originels sont multiples; le bourgeon mésenchymateux se développe entre eux et les repousse à la périphérie.

Le ganglion des Mammifères est ainsi un organe plus complexe et plus différencié.

La masse du ganglion, chez les Mammifères, se développe

dans l'intervalle des lymphatiques du plexus, tandis que le ganglion, chez l'Oiseau, se forme surtout par le cloisonnement d'une cavité lymphatique primitive. Évidemment, comme nous l'avons déjà vu, le cloisonnement du lymphatique n'est pas le processus unique du développement des ganglions des Lamellirostres; le processus s'observe presque à l'état de pureté dans les ganglions lombaires; dans les ganglions cervicaux, la masse du ganglion s'accroît aussi, en dehors du lymphatique primordial par développement et bourgeonnement des lymphatiques voisins, par envahissement de la gaine adipeuse par le tissu lymphoïde; mais dans ce cas même, le développement du ganglion se fait autour du lymphatique originel, tandis que, chez les Mammifères, les lymphatiques d'origine sont constamment repoussés à la périphérie où ils forment une sorte de vaste réseau périphérique, le sinus marginal, situé immédiatement sous la capsule.

Fig. XLVIII. — Schémas destinés à montrer la différence qui existe entre le développement d'un ganglion d'Oiseau (O) et celui d'un ganglion type de Mammifère (M). En O, bourgeons mésenchymateux et vasculaires nombreux refoulant la paroi d'un lymphatique, dont ils vont cloisonner la cavité; en M, bourgeons mésenchymateux et vasculaire unique refoulant à la périphérie des vaisseaux lymphatiques qui vont former son sinus marginal.

Dès le début de leur formation, le ganglion des Mammifères et celui des Oiseaux diffèrent donc : dans le ganglion du Mammifère, le courant lymphatique enveloppe le nodule lymphoïde primitif; dans le ganglion de l'Oiseau, le courant lymphatique passe au milieu du tissu lymphoïde. De plus, la pénétration du ganglion par des vaisseaux sanguins en un point unique situé au voisinage des efférents détermine la disposition réniforme du ganglion des Mammifères.

Il est intéressant de remarquer que le tissu lymphoïde, chez les Mammifères, vient se former et s'accumuler au contact du sinus marginal (nappe lymphatique afférente), c'est-à-dire là où arrive la lymphe. Il en est de même dans le ganglion des Lamellirostres : les lymphocytes viennent s'accumuler surtout au

voisinage de l'afférent, mais comme ce dernier s'enfonce profondément dans le ganglion, c'est surtout au centre de l'organe que le tissu lymphoïde s'accumule. Ainsi, malgré la différence de structure, c'est donc, chez les Oiseaux comme chez les Mammifères, principalement au contact de l'afflux de la lymphe que vient surtout se former la substance lymphoïde avec ses follicules. Ce fait pourrait-il être considéré comme un argument en faveur de la théorie qui veut que les lymphocytes arrivent au ganglion par la voie lymphatique pendant sa formation? Je ne le crois pas. On pourrait supposer que l'arrivée du courant lymphatique favorise les multiplications cellulaires.

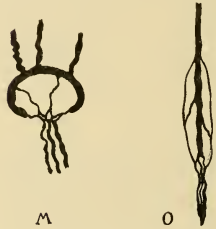


Fig. XLIX. — Schémas destinés à montrer la différence entre les voies lymphatiques d'un ganglion type de Mammifère (M) et d'un ganglion d'Oiseau (O).

Mais il faut surtout remarquer que, par suite de la manière dont les vaisseaux sanguins abordent le ganglion, leurs extrémités, en voie de croissance, se trouvent au contact de la nappe marginale afférente, chez les Mammifères, et du sinus central afférent, chez les Oiseaux. Cette remarque vient à l'appui de l'hypothèse que nous avons émise plus haut sur l'origine des éléments lymphoïdes du ganglion : cellules mésenchymateuses périvasculaires apportées par l'extension des points d'accroissement des vaisseaux sanguins.

Les faits que nous venons d'examiner montrent que, à aucun moment de son développement, le ganglion poplité du Mouton ne rappelle la structure du ganglion des Lamellirostres. Il est donc difficile de comparer, avec **Vialleton et Fleury**, le ganglion des Oiseaux à un ganglion d'embryon de Mammifère, à un ganglion de Mammifère inachevé. Il est juste, du reste, de dire que c'est surtout en raison de l'absence de cloisonnement des sinus que ces auteurs ont fait cette comparaison, et **Fleury**, dans sa thèse, y ajoute quelques réserves, la substance lym-

phoïde du ganglion de l'Oie adulte offrant déjà, dit-il, un degré de développement supérieur à celui que présente ce tissu chez un embryon de Mammifère. C'est qu'en effet, comme nous l'avons vu plus haut, dans le tissu lymphoïde du ganglion embryonnaire il n'y a pas de follicules [1].

On connaît, cependant, un ganglion de Mammifère dont la structure se rapproche davantage, en apparence, de celui des Oiseaux, c'est le ganglion du Porc. **Ranvier** (1895, *b*) a montré, en effet, que dans cet organe, le tissu lymphoïde n'est pas divisé en une substance médullaire et une substance corticale : les follicules sont disséminés au hasard.

La dissémination des follicules ne représente chez les Oiseaux, comme nous l'avons vu, que la déviation d'un type plus caractéristique, et chez des Mammifères, dont les ganglions possèdent une substance corticale, on a signalé exceptionnellement des follicules erratiques s'éloignant de la substance corticale pour se rapprocher de la substance médullaire. De plus, le développement des ganglions lymphatiques du Porc, bien étudié par **Sabin** (1905), montre que la formation de la substance lymphoïde succède, chez cet animal, à la formation d'un plexus lymphatique entre les mailles duquel elle apparaît. Cependant, le développement des premiers ganglions cervicaux du Porc présente certaines particularités qui les rapprochent du ganglion des Oiseaux. Pour **Sabin**, on trouve chez les jeunes embryons (de 2 à 3 cm.), au niveau du confluent jugulaire, un bourgeon veineux borgne qui se développe rapidement en un grand sac

1. Ce qui nous semble, au point de vue fonctionnel, différencier le mieux le ganglion de l'Oiseau de celui du Mammifère, c'est que le ganglion constitue un filtre moins parfait pour la lymphe, résultat dû à l'absence de cloisonnement des sinus et aussi à la continuation plus ou moins directe de l'afférent avec l'efférent à travers le ganglion. Dans les ganglions sous-lombaires du Cheval, **Colin** (p. 191) a montré que certains lymphatiques afférents ne faisaient que traverser le ganglion. « Les lymphatiques, en arrivant à ces ganglions, leur donnent des branches qui s'y divisent jusqu'à une extrême ténuité, et d'autres qui les traversent en rameaux énormes, de telle sorte qu'une partie de la lymphe charriée par ces vaisseaux passe directement des afférents dans les efférents, sans traverser le parenchyme ganglionnaire. Aussi, les matières à injections, même les plus grossières, passent-elles avec facilité des vaisseaux de l'arcade crurale, par exemple, dans le canal thoracique » (p. 151). Chez le Cheval et les autres Solipèdes, « la continuation entre les afférents et les efférents y est presque visible à l'œil nu par des branches énormes dans lesquelles on voit passer même l'air insufflé » (p. 73).

lymphatique ouvert dans le système veineux, et recevant des afférents nombreux des régions cervicales et scapulaires, afférents qui représentent des bourgeons de ce sac. Le tissu du ganglion se développe dans l'intervalle de ces lymphatiques, au contact du sac; mais, de plus, le sac se cloisonne, et le tissu lymphoïde apparaît secondairement dans les travées conjonctives qui ont cloisonné le sac.

Sabin (1909) a montré, chez l'embryon humain, des faits analogues : les premiers ganglions se forment aux dépens d'un sac lymphatique jugulaire provenant lui-même d'un bourgeon veineux. D'après ces recherches, la formation des *ganglions primordiaux* de l'embryon des Mammifères rappellerait celle des Lamellirostres. Malgré ce rapprochement, il est juste de dire que la formation du plexus lymphatique jugulaire des embryons de Mammifères, par bourgeonnement et cloisonnement, est à peu près achevée avant l'apparition du tissu lymphoïde.

Ces recherches de **Sabin** m'amènent à parler de l'origine des vaisseaux lymphatiques, importante question que j'ai laissée de côté avec intention dans ma description du développement. Je ne puis, pour le moment, donner le résultat d'observations directes sur l'origine première des troncs lymphatiques aux dépens desquels se forment les ganglions des Lamellirostres. Je me contenterai aujourd'hui de dire comment se pose le problème de l'origine des vaisseaux lymphatiques, sur lequel des travaux récents ont apporté des faits nouveaux qui se relient étroitement, me semble-t-il, à l'histoire des ganglions des Oiseaux.

Jusqu'au moment des dernières recherches de **Ranvier** (1897-1898), la plupart des histologistes pensaient que les vaisseaux lymphatiques prenaient naissance dans des fentes du tissu conjonctif, fentes graduellement transformées en cavités vasculaires par modifications de certaines cellules conjonctives en cellules endothéliales, puis contractant des rapports secondaires avec le système veineux.

Les belles recherches de **Ludwig** et de **Schweigger-Seidel** sur les lymphatiques du diaphragme, confirmées et étendues par **Ranvier** et montrant l'ouverture directe des vaisseaux lympha-

tiques dans les grandes cavités séreuses, amenaient les anatomistes à considérer ces cavités comme faisant partie du réseau lymphatique.

Telle était l'état de la question lorsque parurent les recherches de **Ranvier** (1895-97) le conduisant à adopter l'idée du développement centrifuge des lymphatiques. **Ranvier** montre que, chez des embryons de Porc de 10 centimètres, les vaisseaux lymphatiques du mésentère se terminent du côté de l'intestin par des bourgeons borgnes, d'abord pleins, puis creux; les valvules se forment d'emblée, chaque nouveau bourgeon correspond à un segment intervalvulaire. En différents points du corps, on peut du reste observer la terminaison en culs-de-sac des vaisseaux lymphatiques. On connaît le lymphatique terminal dans la villosité intestinale. **Ranvier**, après en avoir étudié les variations, montre encore, dans l'oreille du jeune Rat albinos, qu'on peut examiner à plat, comme une membrane, et dans toute son épaisseur, l'existence d'un réseau lymphatique portant de nombreux bourgeons à sa périphérie.

Quelques observations avaient précédé celles de **Ranvier**; mais, ou bien elles avaient reçu une interprétation différente, ou bien elles avaient passé inaperçues.

Kölliker (1846) avait montré, dans l'expansion membraneuse de la queue du Têtard, l'existence de vaisseaux lymphatiques à contours dentelés, distincts des vaisseaux sanguins. Ces vaisseaux spéciaux avaient été bien étudiés ensuite par **Langer** (1868) sur des larves de Pelobate, et il est juste de rendre hommage à cet histologiste, qui revit les « pointes » courtes ou filamenteuses, pleines ou creuses, placées sur le trajet des vaisseaux lymphatiques, et en comprit parfaitement toute la signification.

« Ces extrémités borgnes des lymphatiques, dit-il, concordent absolument avec les figures analogues qu'on voit si nombreuses au niveau des capillaires sanguins. Ce sont, sans aucun doute, des stades du développement, ce sont de nouveaux vaisseaux en formation; ainsi, ces tubes s'accroissent et forment, en s'anastomosant, de nouvelles mailles. » Il ne fait qu'une seule réserve : il ne sait pas si c'est là le seul mode d'accroissement des vaisseaux sanguins et lymphatiques.

Ranvier ignorait les recherches de **Langer**. Au moment de la publication de ses propres travaux, il connaissait depuis longtemps les observations de **Kölliker** et considérait comme des pointes d'accroissement les pointes latérales des lymphatiques des larves de Batraciens.

D'après **Ranvier**, le système lymphatique est une glande qui se développe et s'accroît par bourgeonnement; la communication avec le système veineux est primitive; le système lymphatique est un bourgeon veineux qui se complique au fur et à mesure de son extension. Mais cette manière de voir de **Ranvier** ne s'appuyait pas sur l'observation directe; il n'avait pas cherché à voir le bourgeonnement veineux primitif, il l'admettait simplement comme une conséquence logique de la théorie à laquelle l'avaient conduit ses observations sur le bourgeonnement périphérique.

C'est cette constatation directe du bourgeonnement veineux que cherche à faire **Sabin** (1901-1902).

Sabin étudie l'embryon de Porc. Chez des embryons de 10 centimètres, stade auquel s'était arrêté **Ranvier**, **Sabin** réussit à injecter l'ébauche des ganglions inguinaux et cervicaux par piqûre des coussinets plantaires et palmaires. Chez des embryons plus jeunes, on ne réussit plus de cette façon à injecter les lymphatiques des membres; l'auteur est amené ainsi à piquer l'aiguille, plus près de la racine des pattes et à constater que certains réseaux cutanés du tronc, apparaissent avant les réseaux cutanés des membres. Ainsi, chez un embryon de Porc de 18 millimètres, l'aire des seuls lymphatiques cutanés injectables est représentée par une surface très petite située un peu au-dessous de la racine du membre supérieur. Chez l'embryon de 2 centimètres, cette surface est un peu plus grande et s'étend en haut, en bas et en arrière. Chez l'embryon de 3 centimètres, elle descend sur les côtés de la cage thoracique, s'étend en arrière presque jusqu'au rachis et s'avance vers la tête en envoyant deux prolongements, l'un au-dessus, l'autre au-dessous de l'œil. En même temps, chez cet embryon de 3 centimètres, un autre réseau de lymphatiques cutanés injectables commence à apparaître vers la racine du membre postérieur;

ce réseau postérieur indépendant, s'accroît excentriquement, comme le précédent. Examinée au microscope, la limite de ces réseaux injectés présente de nombreux bourgeons borgnes.

Sabin s'aperçut qu'en piquant dans la profondeur, au niveau de la racine du membre supérieur, et en dirigeant l'aiguille vers les vaisseaux de la base du cœur, on réussissait mieux l'injection du réseau cutané de la moitié antérieure du corps; dans ces conditions, en effet, l'injection se fait par l'intermédiaire d'un sac lymphatique situé auprès de la veine cardinale et duquel partent les vaisseaux qui vont former le réseau cutané.

Ce sac, qui n'existe pas encore chez des embryons de 12, 13 et 14 millimètres, apparaît, chez un embryon de 14 mm. 5, comme une sorte d'ampoule implantée par son pédicule sur le confluent veineux de la sous-clavière et de la cardinale antérieure. Cette ampoule est le bourgeon veineux primitif d'où vont naître, par croissance centrifuge, les lymphatiques cutanés de la région antérieure du corps, et aussi les deux vaisseaux dirigés vers la région caudale, dont le gauche seul se développe complètement et forme le canal thoracique.

Il se forme de la même façon, chez l'embryon de 2 centimètres, un bourgeon ou sac lymphatique droit et un gauche aux dépens de la veine cardinale postérieure, en arrière des reins, donnant naissance aux lymphatiques du membre postérieur. **Sabin** voit dans ces bourgeons veineux les homologues des cœurs lymphatiques antérieurs et postérieurs des Batraciens, dont l'origine veineuse semble aussi résulter des recherches de **Hoyer** (1908) et de **Knower** (1908). **Sabin** les appelle, pour cette raison, « cœurs lymphatiques antérieurs et postérieurs » des Mammifères[1].

Ainsi, d'après les recherches de **Sabin**, le système lymphatique se développe par quatre bourgeons veineux, deux paires antérieures naissent du confluent jugulaire, deux paires postérieures naissent de la veine cardinale postérieure au-dessus des veines sciatiques. Tous les vaisseaux lymphatiques naissent

1. **Budge** (1882) termine son travail sur les cœurs lymphatiques de l'embryon du Poulet, en disant qu'il ne lui semble pas impossible que de pareils organes existent chez l'embryon des Mammifères.

par bourgeonnement de ces sacs, et envahissent progressivement, avec l'âge, des territoires de plus en plus étendus, les réseaux les plus éloignés restant toujours reliés par des vaisseaux aux points d'origine. On ne peut démontrer dans l'embryon l'existence d'aucun réseau et d'aucun vaisseau lymphatiques avant que les sacs lymphatiques n'aient apparu. Il n'existe pas de formation indépendante de lymphatiques, en dehors du bourgeonnement centrifuge. Les sacs lymphatiques se cloisonnent plus tard et sont l'origine des premiers ganglions lymphatiques apparus dans l'embryon des Mammifères, ceux que **Sabin** nomme ganglions primaires [1].

Sabin a confirmé et complété ses conclusions dans des mémoires successifs.

Sous l'impulsion de ses très intéressantes recherches furent entrepris d'autres travaux, les uns confirmant les vues de **Sabin**, les autres les modifiant plus ou moins.

Chez l'embryon du Lapin, dont il étudie des coupes sériées, **Lewis** (1906) confirme la principale conclusion de **Sabin** : le système lymphatique est formé par l'extension centrifuge de bourgeons veineux; mais les bourgeons naissent en des points nombreux et moins exactement déterminés. Le système lymphatique du Lapin prend naissance, d'après **Lewis**, le long de la veine jugulaire interne, sous forme d'un sac, qui se détache de la veine et qui est formé par la confluence de plusieurs bourgeons veineux.

Un sac analogue se forme aux dépens des bourgeons veineux partis de la face ventrale de l'anastomose qui unit les veines cardinales au niveau du rein. La formation de ce sac rétropéritonéal ou mésentérique a surtout été étudiée chez le Porc par **Baetjer** (1908-1909). Chez l'embryon de Porc de 17 millimètres, on voit se détacher des veines rénales des bourgeons veineux qui s'avancent dans le mésentère et forment, par coalescence, dans l'embryon de 21 millimètres, un sac lymphatique

1. **Sabin** les observe chez le Porc et chez l'Homme. **Lewis** les signale aussi chez le Mouton : « Les premiers nodules lymphatiques qu'on peut observer, dit-il, sont deux paires, une paire à côté des vaisseaux sous-scapulaires et l'autre à côté des vaisseaux iléo-lombaires ».

mésentérique. Chez les embryons de 22 à 23 millimètres, le sac se sépare de la veine, les origines veineuses s'oblitèrent, on ne peut plus injecter le sac par les veines. Plus tard, les vaisseaux lymphatiques partis du sac s'anastomosent avec le réceptaculum du chyle, de sorte que, chez l'embryon de 30 millimètres, le sac mésentérique est en connexion avec le canal thoracique et peut être injecté par cette voie. Ce sac mésentérique a été retrouvé par **Sabin** chez l'embryon humain (1909) et il est, d'après cet auteur, le lieu de formation des premiers ganglions lombo-aortiques [1].

La théorie du bourgeonnement centrifuge des lymphatiques aux dépens des veines a encore reçu l'appui des travaux de **Huntington et Mc Clure** (1908), de **Heuer** (1908 et 1909) chez les Mammifères, de **Hoyer** (1908) et de **Clark** (1909) chez les Batraciens. **Sala** (1900), dans son beau travail sur le développement des cœurs lymphatiques de l'embryon de Poulet, est arrivé à cette conclusion, que chaque cœur se forme aux dépens de cavités du mésenchyme, en relation, dès leur apparition, avec des rameaux des veines coccygiennes. Partant de ces faits, **Huntington et Mc Clure** (1908) ont proposé une théorie intermédiaire, suivant laquelle le système lymphatique serait formé par la réunion de bourgeons veineux et d'espaces mésenchymateux indépendants. Mais dans son dernier travail, **Mc Clure** (1908) semble revenir à l'idée de bourgeons veineux multiples : il admet par exemple, que les canaux thoraciques, chez les embryons de Mammifères, sont formés par la fusion de très nombreux bourgeons veineux des veines azygos, devenus indépendants. Les résultats des recherches de **Clark** (1909) sont du reste contraires à l'idée que des cavités mésenchymateuses indépendantes participent au développement des lymphatiques. Dans l'expansion membraneuse des Têtards, cet auteur observe en effet, à l'état vivant, cette croissance centrifuge.

1. **Sabin** admet ainsi dans ce dernier travail, l'existence, chez l'embryon humain, de quatre bourgeons veineux ou sacs lymphatiques pairs : deux sacs jugulaires, deux sacs postérieurs ou sciatiques, et deux sacs impairs : la citerne du chyle et le sac mésentérique. Chez le Lapin, **Lewis** décrit de plus deux sacs sous-claviers symétriques, qui, dans l'embryon humain, ne sont, d'après **Sabin**, qu'une dépendance des sacs jugulaires.

Les recherches que nous venons de rappeler suggèrent des comparaisons intéressantes.

Il est bien remarquable de voir que les seuls et rares ganglions qui apparaissent chez les Oiseaux se trouvent justement situés en ces régions que des recherches récentes nous montrent comme étant le point de départ de la formation des vaisseaux lymphatiques et le lieu d'apparition des premiers ganglions chez l'embryon des Mammifères. Cette constatation conduit à un rapprochement. On pourrait comparer la terminaison (angulaire ou non) du lymphatique cervical des Oiseaux, donnant naissance à un ganglion, au « cœur lymphatique antérieur ou jugulaire », décrit par **Sabin** chez les Mammifères.

Ne pourrait-on pas voir, de même, dans le sac mésentérique des embryons de Mammifères, donnant naissance aux ganglions mésentériques, l'homologue des grands sacs lymphatiques lombaires qui, chez les Lamellirostres, donnent naissance aux ganglions lombaires? Enfin, on pourrait rapprocher les cœurs lymphatiques véritables, persistants, des Lamellirostres[1] des sacs ou « cœurs » postérieurs de **Sabin**. Nous retrouverions ainsi, chez les Vertébrés supérieurs (Mammifères et Oiseaux), l'indice de paires multiples de bourgeons lymphatiques dont nous voyons la présence chez les Batraciens anoures et surtout Urodèles, sous forme de cœurs lymphatiques véritables, contractiles et persistants (**Weliky**, 1884, **Favaro**, 1906).

Pour énoncer clairement cette hypothèse, le système lymphatique du Vertébré typique originel serait formé par des paires segmentaires de bourgeons veineux, certains de ces bourgeons se développant sous forme de cœurs lymphatiques — persistants — ou embryonnaires — d'autres disparaissant tout à fait — d'autres enfin étant représentés par des sacs, des

1. Les vaisseaux lymphatiques forment, chez les Reptiles, en particulier chez les Chéloniens [**Bojanus** (1819-21), **Panizza** (1833)], de grands sacs lymphatiques qui suivent le trajet des gros vaisseaux sanguins; il existe, particulièrement, deux sacs lombaires, situés de chaque côté de l'aorte, dans la région rénale et lombaire, qui reçoivent les lymphatiques du bassin et de la partie postérieure du corps, et qui sont l'origine des deux canaux thoraciques. On peut voir une certaine ressemblance entre ces sacs et les sacs lombaires des embryons des Lamellirostres. La disposition qu'on trouve persistante chez les Chéloniens se verrait ainsi, pendant la vie embryonnaire, chez certains Oiseaux.

dilatations de lymphatiques, non contractiles, qui marquent la place du développement ultérieur de ganglions primordiaux, ganglions qui, *effectivement*, chez les Oiseaux, se développent par cloisonnement de ces cavités.

L'hypothèse que nous venons d'exposer est déjà justifiée par un certain nombre de faits, les uns acquis, les autres appelant confirmation. Il y aura lieu maintenant de chercher à mettre en évidence, chez les Oiseaux, l'origine des lymphatiques cervicaux et des sacs lombaires aux dépens desquels se développent les ganglions, et de voir s'ils proviennent réellement de bourgeons veineux, comme nous l'avons admis provisoirement à titre d'hypothèse.

Résumé et Conclusions.

1° Il existe, chez quelques espèces d'Oiseaux, des ganglions lymphatiques véritables, c'est-à-dire des organes lymphoïdes situés sur le trajet de vaisseaux lymphatiques et contenant des centres germinatifs.

Ces organes n'ont été trouvés jusqu'ici que chez les Palmipèdes lamellirostres. Ils semblent assez répandus dans cette famille. On les voit chez le Cygne (*Cygnus olor* L., *Chenopis atrata* Lath.), l'Oie (*Anser domesticus*), le Canard (*Anas domesticus*, *Anas boschas* L., *Cairina moschata* L., *Anas acuta* L.), la Sarcelle (*Anas querquedula* L., *Anas crecca* L.), le Tadorne (*Casarca tadornoides*, Jard. et Selby). Ils ne semblent cependant pas constants chez toutes les espèces de Lamellirostres.

2° Ces ganglions ne sont visibles qu'en deux régions : au niveau du confluent de la veine jugulaire (*ganglions cervicaux* ou *cervico-thoraciques*), de chaque côté de l'aorte lombaire (*ganglions lombaires* ou *lombo-aortiques*).

Les ganglions cervicaux sont placés de chaque côté de la base du cou, sur le trajet d'un des lymphatiques qui accompagnent la veine jugulaire, à une distance variable du confluent de cette veine. Ils sont recouverts par l'extrémité supérieure des sacs aériens thoraciques, et, au point de vue topographique, appartiennent donc à la région du thorax. Il existe ordinaire-

ment un seul ganglion de chaque côté. Plus rarement, on peut trouver, en outre, un ganglion recevant les lymphatiques qui accompagnent les vaisseaux axillaires et thoraciques, ganglion qui peut être distinct ou plus ou moins fusionné avec le précédent. Il peut exister aussi, comme nous l'avons vu chez le Cygne, un ganglion cervical sur chacun des deux lymphatiques accompagnant la jugulaire. Des afférents accessoires, venus de la profondeur du cou et de la région scapulaire peuvent aborder le ganglion en différents points, mais ils sont rares et peu importants.

3° L'efférent de chaque ganglion cervical vient s'ouvrir dans le tronc veineux correspondant, exactement au-dessous de l'abouchement de la veine jugulaire. Cette ouverture est quelquefois commune avec celle du canal thoracique, qui, dans certains cas, se jette dans l'efférent, qui, dans d'autres, montre un orifice distinct, ou enfin présente des anastomoses plus ou moins compliquées avec l'efférent et avec la veine. L'efférent est le plus souvent divisé par des traînées lymphoïdes longitudinales. Il est quelquefois très court. La substance lymphoïde se prolonge jusqu'au voisinage de l'ouverture dans la veine, ouverture qui est souvent munie de valvules.

4° Les ganglions lombaires sont situés au point de confluence des lymphatiques accompagnant les artères crurales, ischiatiques, et sacrée moyenne. Ces vaisseaux constituent leurs afférents. Ils sont situés de chaque côté de l'aorte lombaire, et se prolongent en haut par deux efférents qui, réunis aux lymphatiques viscéraux, constituent la principale origine des deux canaux thoraciques. Des afférents accessoires venus des reins en suivant les artères rénales, et venus de l'intestin terminal par le mésentère, peuvent aborder les ganglions en différents points. Les deux ganglions lombaires sont ordinairement unis l'un à l'autre par des anastomoses.

5° La structure de ces différents ganglions montre qu'ils doivent être considérés comme une modification, comme une transformation lymphoïde de la paroi d'un vaisseau lymphatique. Souvent, cette origine est évidente : l'afférent se continue avec un large sinus qui occupe le centre du ganglion; ce sinus

est ordinairement entouré par la substance lymphoïde avec ses follicules, la substance spongieuse avec son réseau de cordons et de sinus étant située à la périphérie. Ce sinus central, continuation de l'afférent, communique avec les sinus de la substance spongieuse par des sinus intermédiaires qui traversent la substance lymphoïde. Le sinus central se continue rarement avec l'efférent, disposition qui ne se voit guère qu'à l'état embryonnaire. En général, vers la partie inférieure du ganglion, le sinus central se divise en plusieurs sinus qui vont se jeter dans ceux de la substance spongieuse, qui constitue, comme chez les Mammifères, la principale origine de l'efférent. Mais, par suite de la disposition que nous venons d'indiquer, le filtre est moins complet que chez les Mammifères. Cette disposition est inverse de celle du ganglion des Mammifères : le sinus central correspond au sinus marginal des Mammifères; il est, comme lui, en rapport avec l'afférent; la substance lymphoïde centrale correspond à la substance corticale des Mammifères; la substance spongieuse périphérique correspond à la substance médullaire des Mammifères et elle se trouve, comme elle, en rapport avec l'efférent.

6° Les faits précédents se retrouvent dans les ganglions lombaires, mais comme ceux-ci correspondent à la confluence de cinq groupes de vaisseaux afférents, l'organe est un peu plus compliqué en apparence. Les ganglions lombaires apparaissent quelquefois comme le résultat de la fusion de ganglions développés sur chaque afférent.

7° La structure précédente ne se reconnaît pas toujours dans les ganglions des Oiseaux. Elle présente des variantes, qui s'éloignent plus ou moins du type fondamental. Dans beaucoup de cas, le sinus central a disparu et les follicules sont distribués irrégulièrement dans la substance spongieuse. Enfin, on peut trouver chez le Cygne, au niveau des ganglions lombaires, un simple plexus de vaisseaux lymphatiques à direction à peu près parallèle et anastomosés, avec une substance lymphoïde intermédiaire peu abondante et des follicules rares.

8° La signification des ganglions des Oiseaux, apparaissant comme une simple transformation lymphoïde de la paroi d'un

vaisseau lymphatique, se reconnaît bien quand on examine, sur des coupes axiales, le passage de l'afférent dans le ganglion. On peut observer les cellules lymphoïdes infiltrant et dissociant progressivement les tuniques du vaisseau et on peut constater la présence de follicules dans la paroi de l'afférent, au dessus du ganglion. Ainsi s'explique qu'on retrouve des faisceaux de fibres musculaires lisses dans le ganglion; ces fibres lisses représentent les restes de la tunique musculaire du vaisseau originel.

9° Les tissus et les cellules qui composent les ganglions des Oiseaux ne diffèrent guère de ce qu'ils sont chez les Mammifères. Le tissu réticulé est moins bien développé que chez les Mammifères. Les follicules présentent des centres germinatifs avec des mitoses. La cellule germinative dont proviennent les lymphocytes est une grosse cellule à protoplasma basophile et à gros noyau présentant un ou plusieurs nucléoles. Il n'est pas rare de trouver dans ces ganglions des cellules éosinophiles, qui sont des leucocytes venus du sang.

10° Les sinus, non cloisonnés, ce qui rend le filtre encore moins compliqué, sont souvent remplis de sang. Ce sang arrive de la veine par l'efférent. Les sinus contiennent en grand nombre, en plus des lymphocytes et du sang, de grosses cellules spéciales, distinctes des cellules germinatives et des lymphocytes, et qui sont probablement des cellules endothéliales desquamées. Elles présentent quelquefois des mitoses. Les sinus sont revêtus d'un endothélium qui semble continu. Il n'est pas nécessaire d'admettre une communication directe entre la lumière des sinus et le tissu lymphoïde. Le système vasculaire sanguin des ganglions est très bien développé; il n'est pas en relation directe avec le système lymphatique dans l'intérieur du ganglion. Les ganglions lymphatiques des Oiseaux ne répondent pas à la description qu'on a donnée des glandes hémolymphatiques : ce sont de véritables ganglions.

11° La première ébauche des ganglions des Oiseaux est constituée par une cavité lymphatique représentant, de chaque côté du cou, la terminaison d'un lymphatique cervical et, à la région lombaire, deux grands sacs souvent anastomosés représentant la confluence des lymphatiques du bassin et du membre

inférieur auxquels viennent s'ajouter quelques lymphatiques viscéraux venus des reins et du mésentère. Progressivement, ces cavités subissent un cloisonnement dû à des bourgeons mésenchymateux qui refoulent l'endothélium et proéminent dans la lumière vasculaire. Ce processus de cloisonnement ménage souvent un canal axial qui représente la lumière du lymphatique primitif. Ce mode de développement diffère donc de celui des ganglions types des Mammifères qui se forment surtout aux dépens d'un nodule mésenchymateux primitif situé entre des lymphatiques que ce nodule repousse à la périphérie et qui vont constituer le sinus marginal.

Le tissu réticulé du ganglion est formé primitivement par des cellules mésenchymateuses étoilées et anastomosées; plus tard, ces cellules élaborent des fibrilles qui constituent le réticulum définitif. Les cellules lymphoïdes qui infiltrent secondairement l'ébauche primitive du ganglion sont probablement des cellules mésenchymateuses modifiées sur place, particulièrement à la périphérie des vaisseaux sanguins.

12° Les ganglions lymphatiques apparus chez quelques rares espèces d'Oiseaux prennent naissance en des régions fixes que de récentes recherches, surtout dues à **Sabin**, nous montrent, chez les Mammifères, comme étant le point de départ de bourgeons veineux destinés à constituer le système lymphatique, et où se forment les premiers ganglions aperçus chez l'embryon des Mammifères. Les faits observés sur les ganglions des Oiseaux viennent à l'appui de la théorie de **Ranvier**, qui voit dans le système lymphatique le résultat de la croissance centrifuge de bourgeons veineux.

Index bibliographique.

1908. Baetjer (W.-A.). — On the Origin of the mesenteric sac and thoracic duct in the embryo Pig. *The American Journal of Anatomy*, vol. VIII, p. 303, et *The anatomical Record*, II, p. 55.

1908. Baum und Hille. — Die Keimzentren in den Lymphknoten von Rind, Schwein, Pferd und Hund und ihre Abhängigkeit vom Lebensalter der Tiere. *An. Anzeiger*, Bd. XXXII, p. 561.

1819-21. Bojanus (L.-H.). — *Anatome testudinis europaeæ*. Vilnæ.

1882. Budge (A.). — Ueber Lymphherzen bis Hühnerembryonen. *Archiv f. Anatomie und Entwickelungsgeschichte*, p. 350.
1887. Id. — Untersuchungen über die Entwickelung des Lymphsystems beim Hühnerembryo. *Archiv f. Anatomie und Entwicklungsgesch.*, p. 59.
1897. Calvert (W.-J.). — The Blood-vessels of the Lymphatic Gland. *An. Anzeiger*, Bd. XIII, p. 174.
1835. Carus (C.-G.). — *Traité élémentaire d'Anatomie comparée*. Trad. française par Jourdan, t. I, Paris, 1835, p. 347.
1879. Chauveau (A.). — *Traité d'Anatomie comparée des animaux domestiques*. 3e éd., Paris, 1879.
1909. Clark (E.-R.). — Observations on living growing lymphatics in the tail of the Frog larva. *Anatomical Record*, vol. III, n° 4.
1888. Colin (G.). — *Traité de Physiologie comparée des animaux*. Paris, 1888, t. II.
1839. Cuvier (G.). — *Leçons d'Anatomie comparée* rédigées et publiées par Duvernoy, 2e éd., t. VI.
1908. Dantschakoff (Wera). — Untersuchungen über die Entwickelung des Blutes und Bindegewebes bei den Vögeln. I. Die erste Entstehung der Blutzellen beim Hühnerembryo und der Dottersack als blutbildendes Organ. *Ân. Hefte*, Bd. XXXVII, 1908, p. 471.
1909 *a*. Id. — Untersuchungen über die Entwicklung von Blut und Bindegewebe bei Vögeln. Das lockere Bindegewebe des Hühnchens im fetalen Leben, *Archiv f. mikr. Anotomie*, Bd. LXXIII, p. 147.
1909 *b*. Id. — Ueber die Entwicklung des Knochenmarks bei den Vögeln und über dessen Veränderungen bei Blutentziehungen und Ernährungsstörungen. *Arch. f. mikr. Anatomie*. Bd. LXXIV, p. 855.
1906. Favaro (G.). — Ricerche anatomo-embryologiche intorno alla circolazione caudale ed ai cuori linfatici posteriori degli Anfibi, con particolare riguardo agli Urodeli. *Atti de l'Accademia scientifica veneto-trentino-istriana*, Classe I, Anno III.
1902. Fleury (S.). — Recherches sur la structure des ganglions lymphatiques de l'Oie. *Archives d'Anatomie microscopique*, t. V (1902-1903), p. 38, et thèse méd. Montpellier 1902, sous ce titre : *Contribution à l'étude du système lymphatique de l'Oie*.
1832. Fohmann (V.). — *Mémoires sur les communications des vaisseaux lymphatiques avec les veines et sur les vaisseaux absorbants du placenta et du cordon ombilical*. Liége.
1891. Gadow H. und Selenka (E.). — *Vögel, in Bronn's Klassen und Ordnungen des Thier-Reichs*, Bd. VI, Vierte Abth. Leipzig.
1894. Gulland (G.-L.). — The Development of lymphatic glands. *Journal of Pathology and Bacteriology*, vol. II, p. 447.
1830. Hahn (E.). — Commentatio de arteriis Anatis. *Diss. in.*, Hannoverae.
1903. Helly (K.). — Eine Modification der Zenker'schen Fixirungsflüssigkeit, *Zeitschrift f. wiss. Mikroskopie*, Bd. XX, p. 413.
1908. Heuer (G.-J.). — The Development of the Lymphatics in the small Intestine of the Pig. *An. Record*, vol. II, p. 57.
1909. Id. — The Development of the lymphatics in the small Intestine of the Pig. *Am. Journal of Anatomy*, vol. IX, n° 1, p. 93.
1768. Hewson (W.). — An Account of the Lymphatic System in Birds: in a Letter to William Hunter, and by him communicated to the Society. *Philosophical Transactions*, London, 3 octobre 1768, vol. LVIII, p. 217.
1908. Hoyer (H.). — Untersuchungen über das Lymphgefässystem der Froschlarven, II Theil. *Bulletin intern. de l'Ac. des sc. de Cracovie, cl. des sc. math. et nat.*, n° 5, p. 451.
1841. Hunter (J.). — *Œuvres complètes*, trad. de l'anglais sur l'éd. du Dr Palmer par Richelot, t. IV, p. 401.
1908. Huntington G.-S. and Mc Clure (Ch.-F.-W.). — The Anatomy and Development of the Jugular Lymph Sacs in the domestic Cat (*Felis domestica*). *An. Record*, vol. II, p. 1.
1908. Huntington (G.-S.). — The Genetic Interpretation of the Development of the Mammalian Lymphatic System. *An. Record*, vol. II, p. 19.

1899. Jolly (J.). — Sur les leucocytes granuleux du sang de l'Homme et sur la valeur de l'altération dite surcharge hémoglobique des globules blancs. *Société de Biologie*, 18 février 1899, p. 140.
1900. Id. — Sur la karyokinese des globules blancs dans la lymphe péritonéale du Rat. *Société de Biologie*, 21 juillet, p. 710.
1904. Id. — Recherches expérimentales sur la division indirecte des globules rouges. *Archives d'Anatomie microscopique*, t. VI, avril 1904, p. 555.
1908. Id. — Sur le tissu lymphoïde des Oiseaux. *C. R. de l'Association des Anatomistes*, 10e réunion, Marseille, avril 1908, p. 156.
1909. *a*. Id. — Sur une disposition spéciale de la structure des ganglions lymphatiques chez les Oiseaux. *Société de Biologie*, 27 mars 1909, t. LXVI, p. 499.
1909. *b*. Id. — Sur les ganglions lymphatiques des Oiseaux. *C. R. de l'Association des Anatomistes*, 11e réunion, Nancy, p. 119.
1909. *c*. Id. — Sur le développement des ganglions lymphatiques du Canard. *Société de Biologie*, 11 décembre 1909, t. LXVII, n° 36, p. 684.
1909. Jolly (J.) et Cardot (A.). — Sur le développement des ganglions lymphatiques des Mammifères. *Société de Biologie*, 4 décembre 1909, t. LXVII, n° 35, p. 640.
1904. Kling (C.-A.). — Studien über die Entwickelung der Lymphdrüsen beim Menschen. *Archiv f. mikr. Anatomie*, Bd. LXIII, p. 575.
1908. Knower (H. Mc E.). — The Origin and Development of the Anterior. Lymph Hearts and the Subcutaneous Lymph Sacs in the Frog. *Am. Record*, vol. II, p. 59.
1868. Langer (C.). — Die Lymphgefässe in Schwanze der Batrachier-Larven. *Sitz. der K. Akad. der Wiss. Wien*. LVIII Bd., I. Abth., p. 198.
1824. Lauth (E.-A.). — Mémoire sur les vaisseaux lymphatiques des Oiseaux et sur la manière de les préparer. *Annales des sciences naturelles*, III, p. 381.
1906. Lewis (F.-T.). — The Development of the lymphatic system in Rabbits. *Am. Journal of Anatomy*, vol. V, p. 95.
1909. Id. — On the cervical veins and lymphatics in four human embryos. *Am. Journal of Anatomy*, vol. IX, p. 33.
1866. Leydig (Fr.). — *Traité d'histologie de l'Homme et des animaux*. Trad. française par Lahillonne. Paris.
1825. Lippi (R.). — *Illustrazioni fisiologiche e patologiche del sistema linfatico-chilifero mediante la scoperta di un gran numero di comunicazioni di esso col venoso*. Con atlante di IX tavole, Firenze.
1902. Mac Callum (W.-G.). — Die Beziehung der Lymphgefässe zum Bindegewebe. *Archiv f. Anatomie und Entwickelungsgeschichte*, p. 273.
1908. Mc Clure (Ch.-F.-W.). — The development of the thoracic and right Lymphatic Ducts in the Domestic Cat (*Felis domestica*). *An. Anzeiger*, Bd. XXXII, p. 533.
1819. Magendie (F.). — Mémoire sur plusieurs nouveaux organes propres aux Oiseaux et aux Reptiles. *C. R. Ac. des sc.*, nov. 1819.
1821. Id. — Mémoire sur les vaisseaux lymphatiques des Oiseaux. *Journal de Physiologie expérimentale*, t. I, Janvier, p. 47.
1907. Maximow (A.). — Ueber die Entwickelung der Blut- und Bindegewebszellen beim Säugetierembryo. *Folia hæmatologica*, IV, Nr. 5, p. 611.
1909. Id. — Untersuchungen über Blut und Bindegewebe. *Arch. f. mikr. Anatomie*. Bd. LXXIII, p. 444.
1837. Meckel (J.-F.). — *Traité général d'Anatomie comparée*, t. IX. Paris.
1859. Milne Edwards (H.). — *Leçons sur la Physiologie et l'Anatomie comparée de l'Homme et des animaux*, t. IV. Paris.
1786. Monro (A.). — *Traité d'Anatomie comparée*, trad. de l'anglais par Sue. Paris.
1845. Neugebauer (L.-A.). — Systema venosum Avium cum eo Mammalium et imprimis Hominis collatum. *Novorum actorum Academiæ cæs. Leopoldino-Carolinæ naturæ curiosorum*, t. XX, p. 517.
1831. Owen (R.). — Anatomy of a Crocodile (*Crocodilus acutus* Cuv.). *Proceedings of the zool. Society of London*, october 25, 1831, p. 139.

1835.36. Owen (R.). — Art. Aves, in *Todd's Cyclopædia of Anatomy and Physiology*. London, vol. I, p. 327.
1847. Id. — Art. Marsupialia, in *Todd's Cyclopædia of Anaromy and Physiology*. London, vol. III, p. 305.
1866. Id. — *On the Anatomy of Vertebrates*. London.
1830. Panizza (B.). — *Osservazioni antropo-zootomico fisiologiche*. Pavia.
1833. Id. — *Sopra il sistema linfatico dei Rettili, ricerche zootomiche*. Pavia.
1907. Pensa (A.). — Della struttura e dello sviluppo dei gangli linfatici degli Uccelli (*Anser domesticus*). *Periodico del Laboratorio di Anatomia normale della R. Università di Roma*, vol. XII, fasc. 4, p. 281.
1875. Ranvier (L.). — *Traité technique d'histologie*, 1re éd. Paris, et 2e éd. 1889.
1895 *a*. Id. — Morphologie du système lymphatique. De l'origine des lymphatiques dans la peau de la Grenouille. *C. R. Ac. des sc.*, 21 janvier, t. CXX, p. 132.
1895 *b*. Id. — Structure des ganglions lymphatiques du Porc. *C. R. Ac. des sc.* 2 décembre, t. CXXI, p. 800.
1895 *c*. Id. — Etude morphologique des capillaires lymphatiques des Mammifères. *C. R. Ac. des sc.*, 9 décembre, t. CXXI, p. 856.
1895 *d*. Id. — Développement des vaisseaux lymphatiques. *C. R. Ac. des sc.*, 30 décembre, t. CXXI, p. 1105.
1896 *a*. Id. — Aberration et régression des lymphatiques en voie de développement. *C. R. Ac. des sc.*, 9 mars, t. CXXII, p. 578.
1896 *b*. Id. — Des lymphatiques de la villosité intestinale chez le Rat et le Lapin. *C. R. Ac. des sc.*, 30 novembre, t. CXXIII, p. 923.
1896 *c*. Id. — La théorie de la confluence des lymphatiques et la morphologie du système lymphatique de la Grenouille. *C. R. Ac. des sc.*, 7 decembre, t. CXXIII, p. 970.
1896 *d*. Id. — La théorie de la confluence des lymphatiques et le développement des ganglions lymphatiques. *C. R. Ac. des sc.* 14 décembre, t. CXXIII, p. 1038.
1897. Id. — Morphologie et développement des vaisseaux lymphatiques chez les Mammifères. *Archives d'Anatomie microscopique*, t. I, p. 69 et p. 137.
1835. Reid. — Anatomical Description of the *Patagoniam Penguin*, *Aptenodytes Patachonica* Forst. *Proceedings of the zoological Society of London*, 22 september, p. 132.
1893. Renaut (J.). — *Traité d'Histologie pratique*, t. I.
1900. Retterer (E.). — Recherches expérimentales sur l'élaboration d'hématies par les ganglions lymphatiques. *Société de Biologie*, 29 décembre, t. LII, p. 1123.
1902 *a*. Id. — Structure et fonctions des ganglions lymphatiques des Oiseaux. *Société de Biologie*, 22 mars 1902. p. 349.
1902 *b*. Id. — Parallèle des ganglions lymphatiques des Mammifères et des Oiseaux. *C. R. de l'Association des Anatomistes*, 4e session, Montpellier, p. 184.
1909. Rudens-Duval (H.) et Fage. — La régression adipeuse du ganglion lymphatique. *Société de Biologie*, 11 décembre, t. LXVII, n° 36, p. 696.
1901-02. Sabin (Florence R.). — On the Origin of the lymphatic System from the veins and the development of the lymph heart and thoracic duct in the Pig. *Am. Journal of Anatomy*, vol. I, p. 367.
1904. Id. — On the development of the superficial lymphatics in the Skin of the Pig. *Am. Journal of Anatomy*, III, p. 183.
1905. Id. — The Development of the lymphatic Nodes in the Pig and their relation to the lymph hearts. *Am. Journal of Anatomy*, vol. IV, p. 355.
1908. Id — Further Evidence on the origin of the lymphatic Endothelium from the Endothelium of the Blood vascular System. *An. Record.*, II, may, p. 46.
1909. Id. — The lymphatic system in human embryos, with a consideration of the morphology of the system as a whole. *Am. Journal of Anatomy*, vol. IX, n° 1, February, p. 43.
1900. Sala (L.). — Sullo sviluppo dei cuori linfatici e dei dotti toracici nell' embrione di Pollo. *Periodico del Laboratorio di An. normale della R.*

Università di Roma, vol. VII, fasc. 3 e 4, p. 263. Voir aussi l'analyse en français de ce travail in *Archives italiennes de Biologie*, t. XXXIV, fasc. III, 1900, p. 453.

1896. Saxer (Fr.). — Ueber die Entwickelung und den Bau der normalen Lymphdrüsen und die Enstehung der rothen und weissen Blutkorperchen. *Au. Hefte*, VI Bd., I Abth., XIX Heft, p. 347.

1909. Schott (E.). — Morphologische und experimentelle Untersuchungen über Bedeutung und Herkunft der Zellen der serösen Höhlen und der sogenannten Makrophagen. *Arch. f. mikr. Anatomie*, Bd. LXXIV, p. 443.

1850. Siebold (Th. de) et Stannius (H.). — *Nouveau manuel d'Anatomie comparée*, trad. française. Paris. T. II. Vertebrés, par Stannius, p. 344.

1810. Tiedemann (D.-F.). — *Anatomie und Naturgeschichte der Vogel*, Heidelberg.

1901. Vialleton (L.) et Fleury (G.). — Structure des ganglions lymphatiques de l'oie. *C. R. Ac. des sc.* 9 décembre, t. CXXXIII, p. 1014.

1897. Vincent (S.) and Harrison (H. S.). — On the hæmolymph Glands of some Vertebrates. *Journal of Anatomy and Physiology*, vol. XXXI, p. 176.

1894. Vogt (C.) et Yung (E.). — *Traité d'anatomie pratique*, T. II. Paris.

1904. Weidenreich (Fr.). — Studien über das Blut und die blutbildenden und-zerstörenden Organe. II. Bau und morphologische Stellung der Blutlymphdrüsen, *Archiv f. mikr. Anatomie*, Bd. LXV, p. 1.

1907. Id. — Ueber die zelligen Elemente der Lymphe und der serosen Höhlen. *Verhandl. der An. Gesellschaft*, Wurzburg, 24-27 avril.

1909. Id. — Zur Morphologie und morphologischen Stellung der ungranulierten Leucocyten-lymphocyten des Blutes und der Lymphe. *Archiv f. mikr. Anatomie*. Bd. LXXIII, p. 793.

1884. Weliky (W.). — Ueber vielzählige Lymphherzen bei *Salamandra maculosa* und *Siredon piseiformis*. *Zool. Anzeiger*, VII, p. 672.

ADDENDUM

A propos des glandes hémolymphatiques (p. 244), j'ai oublié de dire que, d'après les recherches de **Forgeot** (*Ass. des Anatomistes*, 11e réunion, Nancy, 1909), ces organes possèdent, comme les ganglions ordinaires, des vaisseaux lymphatiques afférents et efférents; mais certains de ces ganglions ont des lymphatiques clos, non en relation avec les voies lymphatiques. **Forgeot** pense que cette disposition semble indiquer que les glandes hémolymphatiques se développent en dehors des vaisseaux lymphatiques préexistants, et que leurs afférents ne s'unissent que secondairement à ces derniers. Je crois qu'il serait plus vraisemblable de regarder les dispositions intéressantes trouvées par **Forgeot** comme des phénomènes secondaires, atrophiques, survenus dans des ganglions lymphatiques ordinaires.

A propos du développement des vaisseaux lymphatiques (p. 270), j'ai omis de dire qu'en 1893, dans son *Traité d'Histo-*

logie, **Renaut** a soutenu énergiquement l'idée que les origines des vaisseaux lymphatiques sont formées partout par des capillaires clos, en doigts de gant. « Les extrémités closes des lymphatiques sont donc plongées dans les espaces du tissu conjonctif, mais à la façon de dialyseurs. »

Explication des Planches VII-XI.

Planche VII.

Fig. 1. — *Canard domestique*. Ganglion cervical injecté par l'afférent. Coupe axiale passant par l'afférent. 8/1.

Fig. 2. — *Canard domestique*. Même ganglion que fig. 1. Coupe transversale passant exactement au milieu de l'organe qui mesurait 16 millimètres de longueur. On voit le sinus central, continuation de l'afférent. La substance lymphoïde, avec ses follicules qui apparaissent plus foncés, est groupée autour du sinus central; la substance spongieuse, avec ses travées et ses sinus injectés, est rejetée à la périphérie. 8/1.

Fig. 3. — *Canard domestique*. Même ganglion que dans fig. 1 et 2. Coupe axiale montrant la moitié inférieure du ganglion, et passant par l'efférent, dans lequel la matière colorante n'est pas restée. On voit que le sinus central se continue profondément dans le ganglion. 8/1.

Les figures 1, 2, 3 permettent de se rendre bien compte de la structure de l'organe qui correspondait exactement au diagramme n° 2, de fig. XXIX, p. 232 du texte.

Fig. 4. — *Canard domestique*. Ganglion cervical injecté par l'afférent. Ce ganglion était filiforme. Coupe axiale montrant le sinus central qui se prolongeait, avec des irrégularités, dans presque toute la hauteur du ganglion. La matière colorante n'est pas restée complètement dans le gros sinus. La substance lymphoïde est centrale, la substance spongieuse, périphérique. 35/1.

Fig. 5. — *Canard domestique*. Coupe transversale du même ganglion que fig. 4. 35/1.

Fig. 6. — *Canard domestique*. Ganglion cervical injecté par l'afférent. Coupe axiale. Substance lymphoïde centrale avec de gros sinus irréguliers tenant la place du sinus central. 35/1.

Fig. 7. — *Canard domestique*. Ganglion cervical dont les vaisseaux sanguins ont été injectés par la carotide avec une masse à la gélatine au bleu de Prusse. On remarque la disposition des veines autour des trois follicules. 60/1.

FIG. 8. — *Cygnus olor*. Ganglion lombaire dont les sinus ont été injectés par un lymphatique mésentérique. Coupe transversale. On voit un gros sinus auquel aboutissent des sinus formant un réseau peu compliqué. 55/1.

FIG. 9. — *Cairina moschata*. Ganglion lombaire dont les voies lymphatiques ont été injectées par piqûre de la membrane interdigitale. Coupe transversale. On voit au centre un sinus énorme rempli par la masse colorée; bordant le sinus, une couronne de substance lymphoïde avec follicules; plus en dehors, la substance spongieuse. Comparer avec fig. XXXI, p. 233 du texte, représentant une coupe de la même pièce faite à une petite distance et montrant une dilatation latérale de la cavité centrale, ce qui donne l'explication de l'irrégularité apparente de la substance lymphoïde sur la fig. 9. 22/1.

FIG. 10. — *Cairina moschata*. Ganglion cervical injecté par l'afférent. Coupe transversale passant par l'afférent dont la paroi est irrégulière et présente une saillie lymphoïde contenant un follicule. 30/1.

FIG. 11. — *Cygnus olor*. Ganglion lombaire injecté par un lymphatique du mésentère. Coupe transversale. 55/1.

PLANCHE VIII.

FIG. 1. — *Cairina moschata*. Un des deux ganglions lombaires coupé transversalement. Zenker, hématéine, éosine. Au centre, masse lymphoïde contenant le sinus central, rempli de sang; on voit trois follicules. A la périphérie, substance spongieuse avec cordons et sinus. 50/1.

FIG. 2. — *Oie domestique*. Ganglion cervical, coupe transversale. Le ganglion est creux; le sinus central est énorme; il est bordé par la substance lymphoïde en dehors de laquelle se trouve la substance spongieuse. Dans la lumière du sinus central, un petit caillot de lymphe. 25/1.

FIG. 3. — Portion de la figure précédente à un plus fort grossissement et montrant, à droite, la cavité du sinus central, qui communique par un sinus intermédiaire avec les sinus de la substance spongieuse. 160/1.

FIG. 4. — *Oie domestique*. Ganglion cervical. Zenker, éosine, orange, toluidine. Cellules contenues dans un sinus. En haut, deux grosses cellules à protoplasma acidophile et probablement d'origine endothéliale: au milieu, deux lymphocytes; en bas, deux grosses cellules, probablement d'origine endothéliale, qui contiennent des restes hémoglobiques de globules rouges phagocytés. 1000/1.

PLANCHE IX.

FIG. 1. — *Oie domestique*. Ganglion cervical; le sinus central est devenu une énorme cavité dont la paroi forme la substance du ganglion. On reconnaît encore la disposition régulière de la substance lymphoïde en

bordure de la cavité lymphatique avec la substance spongieuse, périphérique. 25/1.

FIG. 2. — *Cairina moschata.* Un des ganglions lombaires, coupé transversalement au niveau de l'artère fémorale. Le passage de l'artère fémorale au travers du sac lymphatique lombaire a divisé sa cavité en une portion antérieure et une portion postérieure qui chacune ont donné naissance à un ganglion tubulé avec substance lymphoïde circonscrivant un gros sinus central et substance spongieuse périphérique. 35/1.

FIG. 3. — *Cygnus olor.* Ganglion lombaire, coupe axiale intéressant le sinus central qui en ce point possède une paroi musculaire fort nette. On le voit, en bas de la figure, perdre sa tunique musculaire et se continuer avec une cavité lymphatique anfractueuse. 25/1.

PLANCHE X.

FIG. 1. — *Oie domestique.* Ganglion cervical, coupe transversale. 50/1.

FIG. 2. — *Cygnus olor.* Bandelette lymphoïde efférente coupée suivant son axe. 125/1.

FIG. 3. — *Oie domestique.* Ganglion cervical. Zenker, éosine, orange, toluidine. Cellules endothéliales bordant un sinus. Dans le sinus, deux grosses cellules, probablement d'origine endothéliale, et deux lymphocytes. Les autres cellules sont des lymphocytes appartenant à un cordon lymphoïde. 1000/1.

FIG. 4. — *Oie domestique.* Ganglion cervical. Zenker, éosine, orange, toluidine. Groupe de cellules germinatives appartenant à un centre germinatif. Autour d'elles, lymphocytes et formes de passage. Remarquer les modifications du protoplasma, du noyau, de la chromatine pendant la transformation de la cellule germinative en lymphocyte. 1000/1.

FIG. 5. — *Cairina moschata.* Un des ganglions lombaires coupé suivant son axe. La coupe passe par le sinus central. Comparer avec la fig. 1 de Pl. VIII. 35/1.

PLANCHE XI.

FIG. 1. — *Embryon de Canard du 22e jour.* Ganglion cervical; coupe axiale intéressant l'organe dans toute sa longueur. La portion contenant l'afférent a été choisie dans une coupe précédente et exactement rapportée, d'où l'explication de la solution de continuité. On voit en bas, à droite, l'ouverture de l'afférent dans la terminaison de la jugulaire. La cavité de la veine jugulaire de même que la lumière du sinus central étaient remplies de sang, sang qui n'a pas été dessiné afin de rendre la figure plus claire. 50/1.

FIG. 2. — *Cygnus olor.* Ganglion cervical gauche. Un follicule isolé situé dans une des travées étroites qui séparent les sinus longitudinaux effé-

rents représentés fig. 2, Pl. X. Coupe axiale. On voit une mitose et plusieurs noyaux en pycnose. Zenker. Magenta, Benda. 500/1.

Fig. 3. — *Cygnus olor*. Ganglion cervical. Portion d'un centre germinati., montrant 3 mitoses. 1000/1.

Fig. 4. — *Canard domestique du 15e jour après la naissance*. Ganglion cervical. Sinus et cordons de la substance spongieuse. On reconnaît, sur les travées, les gros noyaux des cellules endothéliales. 1000/1.

Fig. 5. — *Cairina moschata*. Ganglion cervical. Coupe transversale au niveau de l'afférent qu'on reconnaît en bas de la figure et qui contient du sang. Gros follicule avec centre germinatif. Zenker. Hématéine, éosine. 120/1.

Fig. 6. — *Embryon de Canard du 26e jour*. Ganglion cervical. Coupe transversale au niveau du lymphatique cervical au moment où il devient l'afférent du ganglion. On voit le début de la formation de l'organe. 80/1.

Fig. 7. — *Même objet*. Coupe transversale faite un peu plus bas. Des travées ont cloisonné la cavité du lymphatique. 80/1.

Fig. 8. — *Même objet* que fig. 6 et 7. Coupe transversale au milieu du ganglion. On voit le sinus central, reste de la cavité du lymphatique primitif. La substance lymphoïde commence à se former contre le sinus central; mais ces petites masses lymphoïdes ne contiennent pas encore de centres germinatifs. En dehors, la substance spongieuse avec ses sinus et ses travées. 80/1.

Fig. 9. — *Embryon de Canard du 26e jour*. Ganglion cervical coupé transversalement. Ici, le ganglion s'est formé excentriquement. Le cloisonnement a laissé libre une portion latérale, sinus principal ou latéral, continuation de l'afférent 120/1.

Fig. 10. — *Embryon de Canard du 18e jour*. Ganglion lombaire coupé transversalement au niveau de l'abouchement d'un afférent accessoire venu du mésentère. 50/1.

Fig. 11. — *Même objet que figure 10*. Coupe des deux ganglions lombaires au niveau des artères fémorales coupées obliquement et qui traversent chacun des sacs lombaires. 50/1.

Fig. 12. — *Embryon de Canard du 26e jour*. Un des ganglions lombaires coupé transversalement. Le côté ventral est en bas. Le cloisonnement du sac lombaire est déjà très avancé; on voit, dans les travées, de petits nodules lymphoïdes; mais il n'y a pas encore de follicules, ni de centres germinatifs. 80/1.

Fig. 13. — *Canard domestique du 8e jour après la naissance*. Ganglion lombaire. Coupe transversale. Le cloisonnement du sac lymphatique est maintenant complet. Les petites masses lymphoïdes se sont développées, mais elles ne contiennent pas encore de centre germinatif. 50/1.

Fig. 14. — *Canard domestique âgé de six semaines*. Ganglion cervical gauche. Zenker. Hématéine, éosine. Mitose d'une cellule germinative contenue

dans la masse lymphoïde principale, en dehors des centres germinatifs proprement dits, qui existent, mais sont encore peu nombreux. Phase de plaque équatoriale; on voit le fuseau et les centrosomes. Des lymphocytes typiques entourent la cellule germinative en mitose. Au-dessous d'elle, une grosse cellule germinative dont le noyau est au repos et qui se distingue par la présence d'un gros nucléole. 1000/1.

Dans la préparation à laquelle appartenait cette figure, les mitoses de la masse lymphoïde principale, situées en dehors des centres, sont assez nombreuses. Les pycnoses s'y voient aussi, mais moins nombreuses que dans les centres germinatifs.

Fig. 15. — *Cygnus olor*. Ganglion cervical. Portion d'un sinus montrant les cellules endothéliales pariétales. Dans l'intérieur du sinus, contre la paroi endothéliale, on voit une cellule en mitose qui est probablement une cellule endothéliale. 1000/1.

Fig. 16. — *Cygnus olor*. Ganglion cervical coupé transversalement. Petite masse lymphoïde située à la réunion de plusieurs travées de la substance spongieuse et contenant un centre germinatif avec des mitoses et des noyaux pycnotiques. 240/1.

ÉTUDES

SUR LA

STRUCTURE DES TUBES SÉMINIFÈRES

ET SUR LA SPERMATOGÉNÈSE

CHEZ LES MAMMIFÈRES

Par Cl. REGAUD

Professeur agrégé
Chef des travaux pratiques d'histologie à la Faculté de médecine de Lyon

(*Suite* [1])

PLANCHES XII A XV

SUPPLÉMENT AUX CHAPITRES IV ET V. TECHNIQUE GÉNÉRALE DES MITOCHONDRIES. LES MITOCHONDRIES DU SYNCYTIUM NOURRICIER ET DES SPERMATOGONIES [2].

Les *mitochondries* sont des éléments figurés spéciaux du protoplasma, vus avec plus ou moins de précision par plusieurs auteurs antérieurs (notamment par **Altmann** [3]) dans beaucoup d'espèces de cellules. **Benda** (1897, 1898), qui leur a donné ce

1. Voyez : *Archives d'Anatomie microscopique*, t. IV, p. 101, mai 1901, et t. IV, p. 231, novembre 1901.

Il s'est écoulé plus de huit ans depuis l'apparition de la première partie de ce mémoire. La plus grande partie de mes préparations et beaucoup de mes dessins étaient prêts depuis plusieurs années; mais des obligations professionnelles d'enseignement m'ont empêché jusqu'à ces derniers temps de continuer la rédaction commencée.

Avis pour les indications bibliographiques : celles qui se rapportent à la spermatogénèse des Mammifères feront ultérieurement l'objet d'un index général. Les autres sont données en notes au bas des pages.

2. Au moment où je rédigeai les deux premières parties de ce mémoire (1900-1901), je n'avais aucune observation personnelle sur les mitochondries et je ne les ai pas mentionnées.

3. ALTMANN (R.), *Die Elementarorganismen und ihre Beziehungen zu den Zellen*, 1re éd. 1890, 2e éd. 1894.

nom, a eu le mérite de les colorer par un procédé nouveau, de les bien décrire (particulièrement dans les cellules séminales), et de les mettre, par ses publications, au premier plan de l'actualité cytologique. Jusqu'à présent les mitochondries sont caractérisées principalement : au point de vue morphologique, par la tendance des grains dont elles sont le plus souvent formées à se disposer en chaînettes (*chondriomites*, **Benda**) ou même à former des bâtonnets ou filaments continus (*chondriocontes*, **Meves**, 1907)[1]; au point de vue histochimique, par la réaction colorante de **Benda**, réaction non véritablement spécifique, mais qui les distingue d'autres formations intraprotoplasmiques[2].

Technique générale des Mitochondries.

On savait que les mitochondries se colorent par l'hématoxyline ferrique, notamment après fixation par le liquide de Flemming (procédé employé notamment par **Van der Stricht**, depuis 1901, pour les formations mitochondriales de l'ovule)[3], De nombreux essais m'ont montré que, pour obtenir le résultat cherché, la coloration par telle couleur ou telle autre importe beaucoup moins que le mordançage préparatoire. Si celui-ci est défectueux, l'hématoxyline ferrique est aussi aléatoire que

1. Meves (Fr.), Ueber Mitochondrien bezw. Chondriokonten in den Zellen junger Embryonen. *Anat. Anzeiger*, Bd. 31, 1907, p. 401.

2. La méthode de **Benda** pour les mitochondries fournit de très belles préparations. Mais, telle qu'elle avait été primitivement indiquée (**Benda**, 1901), sa réussite était fort aléatoire et elle ne m'a pas donné de résultats satisfaisants. Depuis elle a été améliorée et, entre les mains de plusieurs auteurs (**Meves** notamment, et son élève **Duesberg** [1907], qui s'en est servi pour l'étude des mitochondries de l'épithélium séminal du Rat) elle a donné de très bons résultats. Ayant moi-même pendant ce temps cherché et trouvé à la remplacer par une méthode plus fidèle, je l'ai laissée de côté.

Je rappelle seulement que la méthode de **Benda** comporte essentiellement la fixation des pièces par le liquide de Flemming (employer une formule très pauvre en acide acétique), un mordançage chromique des pièces, le mordançage des coupes (très minces) par l'alun ferrique, enfin leur coloration successive par l'alizarine et le violet-cristal. Pour plus de détails, je renvoie à la Revue que **Benda** a consacrée aux mitochondries (*Ergebnisse d. Anat. und Entwickl.*, Bd. XII, 1902, p. 743).

3. Voir à ce propos : Van der Stricht (O), La structure de l'œuf des Mammifères, 2e partie : structure de l'œuf ovarique de la Femme. *Bull. de l'Acad. roy. de méd. de Belgique*, séance du 24 juin 1905.

le violet-cristal. Ce sont donc les réactions préliminaires à la coloration qu'il importait de déterminer.

Voici les procédés que j'ai jusqu'à présent employés et que je peux recommander.

Procédé I. — Fixer les pièces par le mélange :

Bichromate de potasse à 3 p. 100	100	volumes.
Acide acétique cristallisable	5	—
Formol commercial	20	—

pendant un jour au moins; un séjour de deux à quatre jours ne nuit pas, à la condition de changer une fois le liquide, qui ne se trouble pas mais devient très foncé.

Sans lavage, mordancer ensuite les pièces dans une solution de bichromate de potasse à 3 p. 100, pendant une semaine. Ces deux opérations se font à la température ordinaire du laboratoire.

Laver les pièces à l'eau courante pendant un jour.

Les coupes (que j'ai toujours faites à la paraffine), ayant au plus 10 μ d'épaisseur, sont collées à l'albumine ou à la gélatine, et surcollées par mon procédé au collodion[1] dans le but d'éviter tout décollement ultérieur. Elles sont mordancées dans une solution d'alun ammoniaco-ferrique d'une concentration de 5 à 15 p. 100 (la concentration importe assez peu) pendant environ 10 jours, à la température ordinaire du laboratoire. On peut aussi ajouter au bain d'alun ferrique 1 p. 100 d'acide sulfurique pur, et faire le mordançage à 35° pendant 1 à 4 jours; les résultats sont du même ordre, avec de petites différences.

Après ce mordançage, les coupes sont rincées à l'eau courante pendant quelques minutes, puis surcolorées dans une solution d'hématoxyline. Quel que soit le procédé, ce temps de l'opération est le même. On colore pendant au moins 24 heures; mais un séjour de plusieurs jours dans le bain colorant ne nuit pas. J'emploie toujours la formule suivante, qui permet la maturation et la longue conservation du bain :

1. Cl. Regaud, Un procédé pour empêcher le décollement des coupes à la paraffine destinées à être colorées sur lame. *Bibliogr. anat.*, t. 9, p. 51, 1901.

	Hématoxyline cristallisée pure	1 gramme.
	Alcool	10 cm³
	Dissoudre et ajouter :	
	Glycérine	10 —
	Eau distillée	80 —

Enfin les coupes surcolorées, rincées à l'eau, sont différenciées dans une solution d'alun ammoniaco-ferrique à 5 p. 100, toujours avec contrôle de l'examen microscopique. Après un dernier lavage de cinq minutes à l'eau courante elles sont déshydratées et montées dans le baume.

Ce procédé colore ou ne colore pas la chromatine nucléaire (suivant la durée et le mode du mordançage ferrique)[1]. *Les mitochondries du syncytium nourricier et des auxocytes restent incolores ou très pâles. Les mitochondries des spermies sont colorées en noir intense, sur fond très pâle; de même le filament spiral* (Pl. XII, fig. 74).

Procédé II. — Fixer les pièces par le mélange suivant :

	Solution aqueuse saturée d'acide picrique	20 volumes.
	Formol commercial	5 —

à la température du laboratoire pendant 8 à 12 heures, puis les déshydrater par des mélanges d'eau et d'alcool de titre croissant.

Les coupes, ayant au plus 10 μ d'épaisseur, sont mordancées pendant un jour à la température ordinaire par une solution d'alun ferrique à 5 p. 100, colorées pendant un jour par l'hématoxyline, et différenciées par une solution d'alun ferrique à 2 p. 100.

Ce procédé fixe moins bien l'épithélium séminal que le mélange de Bouin, qui contient en plus 5 p. 100 d'acide acétique; le fixateur conserve la forme et la structure individuelle

1. Sur ce point, je suis en désaccord avec Benda, qui prétend que les modalités diverses (métaux différents [cuivre, fer, chrome], acidification du bain) sont sans influence sur le résultat de la coloration ultérieure. Ces modalités, y compris la durée et la température, ont au contraire une importance capitale. Selon que les *coupes* (il ne s'agit pas ici du mordançage des *pièces*) ont été traitées de telle façon ou de telle autre au moment du mordançage préalable, on obtient ensuite par l'hématoxyline des effets absolument différents. (Benda, Die Mitochondriafarbung und andere Methoden zur Untersuchung der Zellsubstanzen. *Verhandl. d. anat. Gesellsch.*, 15e Versamt., Bonn, p. 156).

des cellules séminales, mais les rétracte notablement au sein du syncytium en produisant des lacunes péricellulaires artificielles. Il colore sans élection particulière les pièces de chromatine. *Il laisse tout à fait incolore les mitochondries des auxocytes et des spermies, mais colore en noir certaines mitochondries du syncytium nourricier* (Pl. XII, fig. 72 et 73).

Le mélange de Bouin proprement dit colore parfois des grains mitochondriaux dans les travées radiaires du protoplasma syncytial (spermatophores), ou bien (le plus souvent) marque diffusément en noir opaque ces mêmes travées. Mais ce résultat, obtenu par **Loisel** (1901-1902) et que j'ai souvent eu moi-même, est aussi inconstant qu'incomplet[1].

Procédé III. — Au sortir du picro-formol (procédé précédent) les pièces sont mordancées pendant deux à quatre semaines dans une solution de bichromate de potasse à 3 p. 100, à la température du laboratoire, puis lavées à l'eau pendant un jour[2].

Les coupes (très fines, 5 μ), sont mordancées pendant 24 heures à 35° dans une solution d'alun ferrique à 5 p. 100 non acidulée, puis colorées pendant 24 heures par l'hématoxyline et enfin différenciées dans la solution d'alun ferrique à 5 p. 100.

Ce procédé colore avec une électivité parfaite toutes les mitochondries de l'épithélium séminal.

Si on pratique le même mordançage, suivi de la même coloration, après fixation par le mélange de Bouin, on colore habituellement non pas les mitochondries, mais les corps

1. La coloration diffuse du protoplasma des travées radiaires du syncytium, qu'a obtenue **Loisel**, chez des Mammifères et des Oiseaux, sur des coupes fixées par le mélange de Bouin, et qu'il a considérée comme démontrant l'imbibition de ces travées par un produit de sécrétion amorphe, résulte d'un artifice de préparation. Les réactifs qui conservent mal les mitochondries et les lipoïdes (très abondants dans les travées en question) font diffuser dans le protoplasma des substances colorables par l'hématoxyline ferrique; mais ces substances sont, pendant la vie, figurées, ou liées à des éléments figurés du protoplasma.

2. Le procédé consistant à faire agir une solution d'acide chromique ou d'un sel de chrome sur des pièces déjà fixées, dans le but d'achever le mordançage commencé, a été préconisé par **Benda** (voir p. 160 du mémoire cité ci-dessus p. 294), sous le nom de *Postchromirung*. Je l'avais employé moi-même dès le début de mes recherches sur la spermatogénèse. J'ai montré (1903) que, en ce qui concerne les produits lipoïdes de l'épithélium séminal, le chromage secondaire des pièces fixées préalablement par un mélange ne contenant pas de chrome donne les mêmes résultats que la fixation en milieu chromique.

lipoïdes, surtout si le mordançage ferrique a lieu à 35° dans une solution d'alun ammoniaco-ferrique acidulée avec 1 p. 100 d'acide sulfurique (**Regaud**, 1903).

Procédé IV. — A. Fixation des pièces dans la solution :

Formol commercial	20 à 100	volumes.
Eau distillée	100	—

pendant un à cinq jours.

Les pièces sont ensuite mordancées pendant trois ou quatre semaines dans une solution de bichromate de potasse à 3 p. 100, à la température ordinaire, puis lavées à l'eau courante pendant un jour.

Les coupes (très fines, 5 μ) sont mordancées pendant 24 heures à 35° dans une solution d'alun ferrique à 5 p. 100 non acidulée, puis colorées dans l'hématoxyline, enfin différenciées dans l'alun ferrique à 5 p. 100.

B. Une variante souvent avantageuse de ce procédé consiste à opérer simultanément la fixation et le mordançage chromique, dans la solution :

Bichromate de potasse à 3 p. 100	80	volumes.
Formol commercial	20	—

pendant quatre jours, en changeant tous les jours le mélange, qui se trouble rapidement[1]. Les pièces sont ensuite conservées pendant une semaine dans la solution de bichromate de potasse à 3 p. 100 (temps qu'on peut éviter en fixant pendant deux jours

1. Les mélanges de bichromate de potasse (ou de liqueur de Müller) et de formol sont employés depuis longtemps comme fixateurs (**Orth**, 1896, — **Moeller**, 1899, — **Erik Müller**, etc.); le mélange de bichromate de potasse et de formol dont je me suis servi correspond, ainsi que je l'ai appris ultérieurement, à la formule de **Moeller**; voir B. Les et Henneguy, *Traité des méthodes techniques de l'Anatomie microscopique*, 3e édit., 1902, p. 81. Mais le premier auteur qui ait employé ce procédé de fixation, avec coloration ultérieure à l'hématoxyline ferrique, et obtenu ainsi la coloration de formations mitochondriales (dans le foie et le rein), est à ma connaissance **Landsteiner** (Ueber Trübe Schwellung. *Ziegler's Beiträge*, 1903).

Il y a lieu de remarquer que la formule du mélange de bichromate de potasse et de formol, ci-dessus indiquée, correspond à peu près à la formule du liquide d'Altmann, dans laquelle l'acide osmique serait remplacé par le formol. La fixation par le liquide d'Altmann permet la coloration des mitochondries. L'acide osmique et le formol ont certaines de leurs propriétés fixatrices qui sont singulièrement analogues.

de plus dans le mélange bichromate-formol). Les coupes (très minces) sont traitées comme dans le cas précédent.

Ce procédé laisse absolument incolores (si la différenciation a été conduite juste à point) presque toutes les pièces chromatiques. *Seules sont colorées en noir intense avec une électivité parfaite les mitochondries du syncytium et des auxocytes. Les mitochondries des spermies sont à peine colorées ou même tout à fait incolores; le filament spiral est invisible*[1] (Pl. XII, fig. 68 à 71).

En définitive, sauf le procédé II (qui ne permet la coloration que de quelques mitochondries) les procédés que je viens d'indiquer comportent le chromage primitif ou consécutif des pièces. Je pense que le chrome se fixe sur la substance des mitochondries et la rend insoluble, particulièrement dans l'alcool. Cela m'a amené à cette hypothèse que les mitochondries sont constituées par un substratum protéique associé à une substance lipoïde, hypothèse déjà émise par **Fauré-Frémiet** pour des formations protoplasmiques des Infusoires, homologues aux mitochondries[2].

Il importe de remarquer que la durée du mordançage chromique ne peut pas être prolongée indéfiniment sans inconvénients. Au contraire, après un optimum atteint au bout d'un temps encore mal déterminé (et variable suivant les objets et la température), les mitochondries deviennent incolorables électivement si la durée du mordançage est prolongée.

Si j'ai exposé ici ces divers procédés, c'est qu'ils fournissent des résultats différents, dont la comparaison est susceptible de jeter une clarté nouvelle sur la signification des mitochondries. Ils ont en outre, chacun pour leur compte, deux avantages considérables : le premier, de fournir des résultats constants,

1. Il ne faudrait pas croire que les procédés de fixation que je viens d'énumérer donnent une conservation des dimensions des éléments anatomiques, de leurs rapports réciproques et même de leur structure nucléaire, aussi bonne que la donnent les mélanges fixateurs habituellement employés. La suppression de l'acide acétique diminue de beaucoup les qualités fixatrices générales des mélanges fixateurs. Mais, par contre, l'acide acétique exerce une action destructive sur les mitochondries. C'est là une nouvelle preuve de l'absolue nécessité d'employer des techniques multiples, et de comparer soigneusement leurs résultats.

2. Voir : Cl. Regaud, Sur les mitochondries de l'épithélium séminal. IV Faits et hypothèses relatifs à leur constitution. *Soc. de Biologie*, 26 déc. 1908, C. R., p. 718.

sans autre incertitude que celle qui résulte de l'inégalité de différenciation finale des coupes (ce qui est inhérent à toute méthode de coloration régressive); le second, de permettre le traitement des pièces volumineuses, par exemple d'un testicule de Rat tout entier (débarrassé de l'albuginée), tandis que le liquide de Flemming a le gros inconvénient de ne bien fixer qu'une écorce superficielle d'une fraction de millimètre d'épaisseur seulement.

Il ressort de l'exposé technique précédent que, sous le nom de mitochondries, je décrirai dans l'épithélium séminal des formations présentant entre elles de notables différences histochimiques. Je justifierai ultérieurement cette appellation commune. Je dois maintenant me borner à la description des formations mitochondriales du syncytium et des spermatogonies.

Mitochondries du syncytium nourricier (Pl. XII).

Une préparation obtenue par l'un des procédés III ou IV montre dans le syncytium une quantité considérable de mitochondries.

1. *Description générale.* — Les mitochondries occupent principalement la couche génératrice et les travées radiaires dites « tiges des spermatophores »; elles y forment des amas considérables, d'où partent quelques traînées qui, à certains stades, s'insinuent entre les gros spermatocytes et entre les spermatides.

Dans les travées radiaires, les mitochondries sont accumulées autour des têtes des spermatozoïdes; elles accompagnent celles-ci dans la rétraction et l'expulsion qu'elles subissent successivement.

Dans la couche génératrice, les mitochondries sont disséminées; toutefois elles sont nettement plus nombreuses au pourtour immédiat des noyaux de Sertoli, des spermatogonies, des jeunes auxocytes et même des boules lipoïdes résiduelles (qui existent seulement au stade 2).

Ces mitochondries consistent en grains plutôt gros, en général,

par rapport aux mitochondries des spermatocytes (voir pl. XV, fig. 134 et 150, *m*), mais de taille fort inégale. Il en est qui ont de deux à cinq fois le diamètre des plus fines. Les grains les plus petits sont colorés dans toute leur masse et paraissent pleins. Les gros, au contraire, n'ont de coloré que leur paroi ; ils paraissent creux et mériteraient le nom de vésicules (Pl. XII, fig. 69 à 71). Les vésicules ne sont pas toujours arrondies; dans les travées radiaires, elles sont fréquemment déformées et étirées dans le sens des faisceaux de spermatozoïdes. Dans la couche génératrice, on ne voit jamais les grains alignés en séries; ils sont complètement désordonnés les uns par rapport aux autres. Dans les travées radiaires, on rencontre au contraire assez communément des files ou séries de trois ou quatre grains (rarement plus) dirigées dans le même sens que les spermatozoïdes; mais les grains ainsi alignés ne sont ni égaux, ni équidistants; il n'y a aucune raison pour les considérer comme des articles échelonnés sur des fils (hypothèse de Benda). Très rarement et seulement au stade 10, j'ai pu observer quelques véritables filaments (chondriocontes) (Pl. XII, fig. 71, *ms*); on peut les considérer comme résultant de la transformation des grains et n'ayant, sous cette nouvelle forme, qu'une durée très courte : précisément à un moment où il se produit un étirement général des travées protoplasmiques radiaires, en même temps que les faisceaux de spermatozoïdes sont expulsés.

2. *Variations suivant les stades.* — Il s'en faut de beaucoup que l'abondance et la distribution des mitochondries du syncytium restent les mêmes pendant toute la durée du cycle spermatogénique.

Au stade 1 (Pl. XII, fig. 68), les grains sont abondants dans la couche génératrice. En outre ils constituent des amas ou des traînées, *ms*, entre les gros spermatocytes et surtout entre les spermies (spermatides).

Pendant les stades 2 et 3 (Pl. XII, fig. 69), il se fait une augmentation considérable des grains, principalement dans les travées radiaires, autour des têtes des spermies en voie de fasciculation et de rétraction. Il n'est pas exagéré de dire que la

région protoplasmique où plongent ces têtes en est bourrée. Au stade 4, les mitochondries ne montrent pas de changements notables.

Aux stades 5 et 6, ainsi que pendant la première moitié du stade 7, elles diminuent un peu dans la couche génératrice; mais elles sont toujours aussi nombreuses autour des têtes des spermies. A partir du milieu du stade 7 (Pl. XII, fig. 70), le nombre des grains diminue un peu dans les travées radiaires, par comparaison avec les stades précédents, toutefois sans cesser d'être considérable.

Aux stades 9 et 10, qui correspondent à la dislocation des faisceaux de spermies et à l'expulsion de celles-ci vers le centre du tube, les mitochondries diminuent rapidement dans la couche génératrice; à la fin du stade 10, elles en sont presque complètement absentes. Elles persistent, moins nombreuses que précédemment, dans les travées radiaires. C'est vers la fin du stade 10 que j'ai rencontré les rares filaments signalés plus haut (Pl. XII, fig. 71). Les mitochondries suivent les têtes des spermies dans leur translation vers la surface de l'épithélium; les têtes, sur le point de se répandre à la surface de l'épithélium, ont encore autour d'elles de nombreux grains.

Au stade 11 et surtout au stade 12, le nombre des mitochondries augmente beaucoup, de nouveau, dans la couche génératrice, par comparaison avec le stade précédent. Dans les intervalles des cellules séminales, au niveau des restes de tiges de spermatophores en voie de disparition, on voit encore des amas de grains, qui persistent jusque pendant le stade 1.

Il me semble indéniable que les variations de la teneur du protoplasma syncytial en mitochondries est explicable pour une faible part par un mouvement de translation de celles-ci de la couche génératrice vers la surface de l'épithélium en suivant les tiges des spermatophores; mais ce mouvement paraît n'avoir quelque importance qu'aux stades 9 et 10, au moment de l'expulsion des spermatozoïdes. Je n'ai rien observé qui puisse faire penser à un mouvement inverse, comparable à celui qui porte rapidement les corps résiduels de la surface dans la couche génératrice, aux stades 1 et 2. Je pense donc qu'il se fait une

néoformation de mitochondries dans la couche génératrice, et une *disparition* de mitochondries dans les travées radiaires, surtout à la surface de l'épithélium, après l'expulsion des spermatozoïdes. Il est bien possible aussi qu'un nombre plus ou moins considérable de mitochondries persistent dans la couche génératrice pendant les cycles successifs.

En résumé, les mitochondries ne sont absentes à aucun moment du syncytium nourricier; mais elles y sont, suivant les stades, très diversement abondantes. *a*) Dans la couche génératrice, leur nombre s'accroît du stade 11 au stade 4, se maintient du stade 5 au milieu du stade 7, diminue du milieu du stade 7 au stade 9 et atteint son minimum au stade 10. *b*) Dans les travées radiaires, elles sont extrêmement abondantes du stade 3 au milieu du stade 7, et décroissent du milieu du stade 7 au stade 10; du stade 11 au stade 2, elles forment des amas clairsemés parmi les cellules séminales.

Il y a donc une étroite et remarquable coïncidence entre la fasciculation des spermies et la rétraction de leurs faisceaux, d'une part, l'accumulation des mitochondries dans la partie basale des tiges des spermatophores, d'autre part.

3. *Variétés histochimiques.* — Les procédés III et IV (Pl. XII, fig. 68 à 71) colorent toutes les mitochondries du syncytium; le procédé II (Pl. XII, fig. 72, 73) n'en colore au contraire qu'une partie. *Il y a donc dans le syncytium deux variétés de mitochondries* qui diffèrent l'une de l'autre par leurs réactions microchimiques : celles qui sont colorables sans chromisation préalable (procédé II), celles qui ne sont colorables qu'après chromisation préalable. J'ai donné précédemment la description de celles-ci.

Les mitochondries colorables sans chromisation sont moins nombreuses que les autres. Elles ont d'ailleurs le même aspect, les mêmes dimensions, les mêmes localisations; elles montrent des variations du même ordre au cours du cycle spermatogénique. A peu près absentes au stade 1, elles apparaissent au stade 2, sous forme de fines granulations disposées autour des boules résiduelles rétractées dans la couche génératrice, et sous forme de grains plus gros autour des noyaux des spermies

qui commencent à être groupées en faisceaux. Au stade 3, la couche génératrice et les tiges des spermatophores sont remplies de grains fins et de vésicules. Au stade 4 (Pl. XII, fig. 72) le nombre des mitochondries n'augmente plus dans la couche génératrice, mais elles deviennent encore plus nombreuses autour des têtes des spermies déjà profondément rétractées. L'accumulation des grains et des vésicules autour des têtes atteint son maximum pendant la première moitié du stade 7 (Pl. XII, fig. 73). Aux stades 8 et 9, le nombre des grains diminue, surtout dans la couche génératrice. Au stade 10, il n'y en a plus qu'un petit nombre, et seulement dans les tiges des spermatophores en voie de dislocation.

4. *Mitochondries et lipoïdes dans le syncytium.* — Si l'on se reporte aux variations, que j'ai antérieurement indiquées[1], des corps lipoïdes du syncytium nourricier aux différents stades du cycle spermatogénique, on reconnaîtra que *les variations de ces lipoïdes sont exactement parallèles à celles des mitochondries*, et que *la distribution topographique des deux formations est la même*. Je ferai remarquer en outre que *les méthodes propres à mettre en évidence les lipoïdes sont très voisines de celles que j'ai employées pour les mitochondries*. Ces faits rapprochés de la forme vésiculaire des plus grosses mitochondries m'ont vivement frappé, et m'ont conduit à l'hypothèse de la *parenté des des mitochondries et des lipoïdes*.

J'ai décrit en détail il y a cinq ans (1903-2) plusieurs procédés de coloration des corps lipoïdes sécrétés par l'épithélium séminal. Renvoyant à ma publication antérieure pour les détails, je me bornerai à rappeler les principes de ces procédés.

1er procédé pour lipoïdes. — Fixation des pièces par le mélange de Tellyesniczky, coloration des coupes par le procédé de Weigert (ces *Archives*, vol. IV, 1901, p. 278. — **Regaud**, 1903-2, p. 180). Résultat : coloration complète des vésicules lipoïdes.

2e procédé pour lipoïdes. — Même fixation que dans le procédé précédent; coloration par l'hématoxyline ferrique après mordançage énergique par l'alun ferrique chaud, additionné ou non de 1 p. 100 d'acide sulfurique. (**Regaud**, 1903-2, p. 182 et suiv.). Résultat : coloration tantôt de la paroi (Fig. 24, p. 304), tantôt du contenu (Fig. 23, p. 303) des vésicules lipoïdes.

3e procédé pour lipoïdes. — Fixation par le mélange de Bouin, celui de Lenhossék ou celui de Zenker. Mordançage des pièces (non passées encore

1. Voir la 2e partie de ce mémoire, ces *Archives*, t. IV, 190 p. 278, pl. VI.

par l'alcool) par une solution de bichromate de potasse additionnée ou non d'acide acétique. Coloration des coupes par le procédé de Weigert (**Regaud**, 1903-2, p. 181). Mêmes résultats que par le premier procédé.

Tous ces faits d'analyse microchimique démontrent : 1° que la chromi-

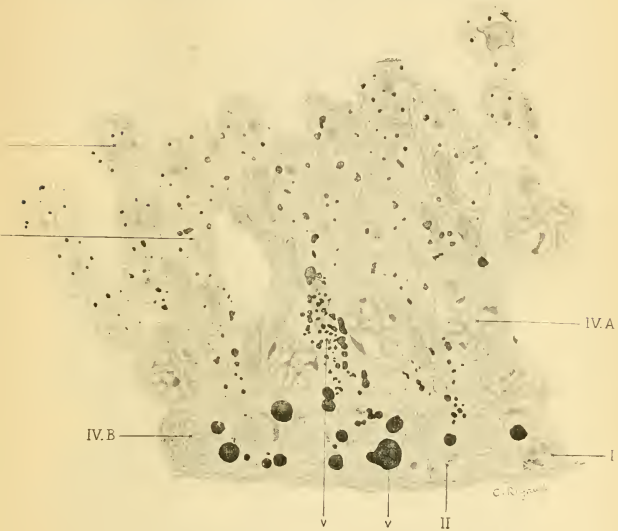


Fig. 23. — Coupe d'épithélium séminal du Rat, montrant les corps lipoïdes. Stade δ_{III}.
Fixation par le mélange de Tellyesniczky. Coloration par l'hématoxyline ferrique (mordançage par l'alun ferrique à 4 p. 100 additionné de 1 p. 100 d'acide sulfurique, à chaud). I. Noyau de Sertoli. — II. Noyau de spermatogonie. — IV. A. Auxocytes, ancienne génération. — IV. B. Auxocytes, nouvelle génération. — VI. Spermies en métamorphose (VI. *a*, spermie à noyau tératologique). — *v*. Corps lipoïdes colorés en noir dans toute leur épaisseur.
Grossissement : env. 1350.
D'après Regaud, 1903-2.

sation des pièces est nécessaire pour rendre colorables les lipoïdes, 2° que la chromisation peut s'effectuer soit au moment de la fixation, soit après celle-ci, avant tout passage par l'alcool, 3° que la chromisation agit en insolubilisant partiellement les lipoïdes (voir : **Regaud**, 1908).

Or la technique des mitochondries comporte des faits analogues.

Toutefois les mitochondries et les corps lipoïdes, voisins par certains caractères microchimiques (et très probablement par leur composition chimique), sont distincts morphologiquement.

Fig. 21. — Coupe d'épithélium séminal du Rat, montrant les corps lipoïdes. Stade 3_{III}.
Fixation par le mélange de Tellyesniczky. Coloration par l'hématoxyline ferrique (mordançage par l'alun ferrique à 4 p. 100 sans acide, pendant 8 jours à la température ordinaire du laboratoire).
Même explication des lettres que pour la Figure 23. Coloration de la paroi seulement des vésicules.
Grossissement : env. 1350.
D'après Regaud, 1903-2.

Je crois seulement que le contenu clair des vésicules mitochondriales correspond à une granulation lipoïde proprement dite. Il est possible aussi que les plus fins des grains de sécrétion que j'ai antérieurement décrits, ceux qui sont punctiformes, corres-

pondent à des mitochondries gonflées par l'acide acétique. En tout cas il est certain que les vésicules proprement dites sont distinctes des mitochondries : vésicules lipoïdes et mitochondries ont une existence réelle et indépendante.

Je considère aussi comme probable que les mitochondries sont les ébauches initiales, les plastes (**Prenant**) des corps lipoïdes de l'épithélium séminal, comme elles sont les ébauches ou plastes des grains de sécrétion des cellules salivaires zymogènes et de certaines cellules rénales[1].

Mitochondries des spermatogonies.

Il est commun de voir des grains mitochondriaux groupés autour du noyau des spermatogonies du type poussiéreux (qui n'ont pas de corps cellulaire distinct au sein du protoplasma syncytial). La même constatation peut être faite pour les spermatogonies du type croûtelleux; mais la minceur de leur corps cellulaire ne m'a pas permis de distinguer si les grains appartiennent en propre aux spermatogonies, ou bien au protoplasma syncytial ambiant.

APPENDICE BIBLIOGRAPHIQUE

La première description des mitochondries dans le syncytium nourricier, chez les Mammifères, a été donnée par **Benda** (1898-2, 1899). Cet auteur décrit dans les « cellules à pied » de l'Homme et du Chien des « séries de granulations », parfois de courts bâtonnets, contenus dans les filaments protoplasmiques désignés autrefois par lui sous le nom de « filaments de copulation (Kopulationsfäden) »; chez le Rat et la Souris,

1. Voir à ce propos : Cl. Regaud et J. Mawas, Sur les mitochondries des glandes salivaires chez les Mammifères. *Soc. de Biol.*, 16 janv. 1909, p. 97. — Ergatoplasme et mitochondries dans les cellules de la glande sous-maxillaire de l'Homme. *Ibid.*, 20 mars 1909, p. 461. — Sur la structure du protoplasma (ergastoplasme, mitochondries, grains de ségrégation) dans les cellules sérozymogènes des acini et dans les cellules des canaux excréteurs de quelques glandes salivaires de Mammifères. *C. R. Assoc. Anatomistes*, Nancy, 1909, p. 220. — Cl. Regaud, Attribution aux formations mitochondriales de la fonction générale d'extraction et de fixation électives exercée par les cellules vivantes sur les substances dissoutes dans le milieu ambiant, *Soc. de Biol.*, 5 juin 1909, p. 919. — Participation du chondriome à la formation des grains de ségrégation dans les cellules des tubes contournés du rein (chez les Ophidiens et les Amphibiens). *Ibidem*, 19 juin 1909, p. 1034.

on ne voit que des séries de granulations. Chez le Triton, la Torpille, les mitochondries des cellules à pied forment de véritables filaments presque homogènes. Chez les Sauropsides, les filaments protoplasmiques sont segmentés par les mitochondries alignées. Chez les Mammifères, les mitochondries n'atteignent pas les têtes des spermies, bien que les filaments dans lesquels elles sont alignées puissent souvent être suivis jusqu'à l'extrémité de ces têtes. Mais chez le Triton les filaments granuleux s'insèrent manifestement au « dard » qui prolonge la tête (**Benda**, 1899). Voir la 2e partie de ce mémoire, ces *Archives*, t. IV, 1901, p. 253.]

En 1903, le même auteur donne un dessin d'ensemble d'un segment d'épithélium séminal de la Souris (au stade 2 de la chronologie que j'ai proposée), où l'on voit des séries de granulations mitochondriales dans des travées syncytiales radiaires (tiges des spermatophores ou des cellules à pied).

Duesberg (1907, p. 294) a donné une description très incomplète des mitochondries des « cellules de Sertoli » chez le Rat. Il signale des mitochondries formées de deux couches, l'une centrale claire, l'autre périphérique très colorée (mes « mitochondries vésiculeuses ») ayant en coupe optique l'apparence d'anneaux.

Dans une série de notes préliminaires parues en décembre 1908, j'ai mentionné brièvement la plupart des faits que je viens de développer dans ce chapitre.

A propos de la description de **Benda**, je dois faire remarquer : 1° que les granulations mitochondriales du syncytium nourricier, chez le Rat, ne forment que des séries (chondriomites) courtes et irrégulières; 2° que ces séries n'ont aucun rapport avec la pointe de la tête des spermies; 3° que les granulations sont disposées pêle-mêle parmi les têtes, dépassant souvent celles-ci vers la surface. La fibrillation du protoplasma syncytial n'est pas du tout visible dans les préparations où les mitochondries sont colorées; je ne puis donc exprimer aucune opinion sur les relations qui peuvent exister entre les fibrilles protoplasmiques et les granulations mitochondriales. Toutefois, que les mitochondries jouent un rôle dans la contractilité du protoplasma, en particulier dans le cas qui nous occupe, c'est une hypothèse contre laquelle je m'élève sans aucune restriction.

Les variations topographiques, quantitatives et qualitatives des mitochondries, dans le syncytium nourricier, n'ont été mentionnées par personne, avant moi-même, non plus que leurs relations avec les corpuscules lipoïdes.

CHAPITRE VI

LES SPERMATOCYTES (DE 1er ORDRE) OU AUXOCYTES[1]

§ I. — Généralités.

Le spermatocyte de 1er ordre ou auxocyte est une cellule fille d'une spermatogonie croûtelleuse, et la cellule mère du spermatocyte de 2e ordre (cellule d'Ebner ou préspermatide) : son existence commence donc immédiatement après la karyokinèse de la spermatogonie croûtelleuse, et finit avec l'anaphase de sa propre karyokinèse. Entre sa naissance et sa disparition, l'auxocyte subit des changements morphologiques considérables (Fig. 25, p. 308). Si on ne l'avait suivi, pour ainsi dire pas à pas, on ne saurait reconnaître dans la grosse cellule en imminence de mitose (Pl. XIII, fig. 107) le petit être cellulaire (Pl. XIII, fig. 78) né de la division d'une spermatogonie. Au début de son existence, l'auxocyte ressemble à la spermatogonie croûtelleuse : c'est pourquoi la plupart des auteurs l'ont confondu avec celle-ci. Plus tard, il se différencie morphologiquement de la spermatogonie ; au moment où a lieu cette différenciation, le spermatocyte a été appelé « spermatogonie de transition » (**Lenhossék**, 1898), comme s'il provenait d'une spermatogonie par métamorphose[2]. En réalité, le spermatocyte, comme toute

1. A l'histoire cytologique des spermatocytes et des cellules d'Ebner — aussi bien que de leurs homologues dans l'oogénèse — se rattachent la plupart des conceptions théoriques modernes sur le mécanisme de l'hérédité, notamment les théories de la réduction chromatique.

A ce propos, je dois indiquer ici que j'ai réservé pour un chapitre spécial (chap. VIII) l'exposé des théories et même de certains faits discutés relatifs aux spermatocytes et aux cellules d'Ebner. Que le lecteur ne s'attende donc pas à trouver dans les deux chapitres VI et VII autre chose que l'exposé de mes observations personnelles sur le Rat et la revue critique des observations antérieures correspondantes, exclusivement en ce qui concerne les Mammifères.

2. Voir : 2e partie de ce mémoire, ces *Archives*, t. IV, p. 309 et surtout p. 335 (distinction entre les spermatogonies et les spermatocytes). Voir aussi : 1re partie de ce mémoire, ces *Archives*, t. IV, p. 123, schéma généalogique de la lignée spermatique.

J'ajouterai que **Benda** (1906-1 et 2) a persévéré dans l'erreur classique au

cellule, est *déterminé dès sa naissance*; il doit donc, de sa naissance à sa mort (ou à sa disparition par division), porter le même nom, sous réserve de recevoir des qualificatifs spéciaux, s'il y a lieu, aux diverses étapes morphologiques par lesquelles il passe. Ces mêmes considérations s'appliquent plus impérieusement encore aux spermies, qui constituent la dernière génération de la lignée spermatique[1].

La durée d'existence des spermatocytes est très longue. Nés

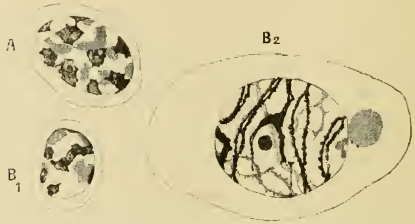


Fig. 25. — Spermatogonie croûtelleuse et auxocytes du Rat, pour montrer comparativement l'accroissement de ces derniers.

A. — Spermatogonie croûtelleuse, Stade 8;
B_1. — Auxocyte, Stade 10_1;
B_2. — Auxocyte, Stade 4_{III};
Grossissement : environ 2'600.

au début du stade 10 d'un cycle spermatogénique, ils ne disparaissent, par division, qu'à la fin du stade 5 du deuxième cycle suivant. Ils vivent donc pendant les stades 10 à 12 d'un premier cycle, les stades 1 à 12 d'un deuxième et les stades 1 à 5 d'un troisième.

point de vue de la définition originelle des spermatocytes. Il admet encore, comme l'avait fait **Lenhossék** (1898), que la dernière division des spermatogonies donne des spermatogonies de transition, dont les unes (les plus nombreuses) deviennent des spermatocytes et les autres restent des spermatogonies de réserve (1906-1, p. 126).

Duesberg (1908) au contraire, adopte la bonne définition génétique des spermatocytes et repousse la conception des spermatogonies de transition.

1. Une chenille et le Papillon en lequel elle se métamorphose sont deux formes successives de la même espèce animale, et ne comprennent qu'une génération. De même le spermatocyte de 1er ordre et surtout la spermie constituent chacun une seule génération et une seule espèce cellulaire passant par plusieurs formes successives : leur définition doit être par conséquent fondée non point sur la forme, mais sur les idées de généalogie et d'espèce.

Pour désigner clairement un stade de l'existence des auxocytes, il est donc nécessaire de faire suivre le chiffre du stade, de l'un des chiffres I, II ou III, indiquant le cycle.

Exemple : auxocytes ou spermatocytes aux stades 4_{II}, 3_{III}, 12_{I}, etc.

Il suit de là, puisque à chaque stade 10 une nouvelle génération de spermatocytes de 1er ordre prend naissance, que l'épithélium séminal en contient une seule génération du stade 5 au stade 9, et deux générations (ancienne et nouvelle) pendant tous les autres stades [1].

Au cours de leur longue existence, les spermatocytes de 1er ordre augmentent considérablement de volume; ce fait, qui a frappé depuis longtemps tous les observateurs, a fait donner par **Bolles Lee** (1897) à ces cellules le nom d'*auxocytes* : nom parfaitement justifié et que j'emploierai concurremment avec l'ancienne dénomination proposée par **La Valette Saint-George** (1878) [2]. Les chiffres suivants donneront une idée exacte de cette augmentation de volume [3]. (Ils ont été mesurés dans une préparation fixée par le mélange de Tellyesniczky.)

1. Pour de plus amples explications, voir : 1re partie de ce mémoire, ces *Archives*, t. IV, chap. II, p. 125 et suiv.

2. Les cellules de la génération intercalée entre les auxocytes et les spermies ayant aussi reçu le nom de spermatocytes, on distingue les deux générations de spermatocytes en faisant suivre ce nom de la mention *de 1er ordre* ou *de 2e ordre*. Pour dissiper toute confusion, le mieux serait de n'appliquer jamais le mot de spermatocyte qu'aux cellules de la première génération : c'est ce que je ferai dorénavant.

Les auxocytes, comme les autres éléments de l'épithélium séminal, ont reçu de nombreux auteurs des dénominations diverses. On trouvera dans **v. Ebner** (1888, p. 243), leur synonymie ancienne. Cet auteur avait proposé de les appeler *cellules de Henle* du nom du savant qui les a le premier distinguées; mais cette dénomination n'a pas prévalu.

Il ne faudrait pas croire que **v. La Valette St.-Georges** (1878) ait donné des cellules qui nous occupe une définition exacte ; il comprenait aussi sous le nom de spermatocytes les spermatides. Bien plus, il les faisait se développer à l'état des cellules multinucléées, qu'il appelait *spermatogemmes*. Cette dernière conception, reconnue inexacte depuis longtemps, a été cependant reprise récemment par **Bugnion** et **Popoff** (1906) (Voir plus loin p. 370, note 1).

3. **Van Mollé** (1907, p. 262, 267) dit que dans les auxocytes de l'Écureuil il se fait à un moment donné une *diminution considérable du noyau* (noyaux pachytènes tassés). Cela est absolument contraire à tout ce qu'on a jusqu'ici observé et ne s'explique à mon avis que par une mauvaise sériation des stades de la spermatogénèse. Rien, dans ce mémoire, ne permet de situer chronologiquement les descriptions par rapport au mouvement spermatogénique, dont il n'est pas question. Ce dernier reproche peut d'ailleurs être adressé à bien d'autres auteurs.

D'après **Benda** (1905, 1906-2) les spermatocytes des Marsupiaux, et en parti-

	Stade 11 (spermatocyte nouveau-né).	Stade 11 du cycle suivant.	Stade 1 du 3e cycle (karyokinèse imminente).
	—	—	—
NOYAU. Diamètre moyen en μ.....	5,62	9,57	12,5
CELLULE. Diamètre moyen en μ.....	7	12,5	16,25

Les spermatocytes sont d'abord situés dans la couche génératrice de l'épithélium, à la place même des spermatogonies qui ont disparu en leur donnant naissance. L'augmentation de volume de ces cellules, et (à partir du stade 10 du cycle suivant) la poussée exercée par une nouvelle génération déterminent deux phénomènes connexes : la *migration* des spermatocytes vers le centre du tube séminifère (où les plus anciens remplacent, à partir du stade 6, la précédente génération, divisée en spermies), et leur *superposition* en deux, puis trois couches. Ayant décrit en détail les divers aspects déterminés dans l'épithélium séminal par les états successifs des auxocytes[1], il est inutile d'y revenir maintenant.

Les auxocytes présentent à étudier des phénomènes nombreux et complexes; et ces phénomènes, qui ont une importance capitale au point de vue des théories de l'hérédité, donnent lieu à des interprétations litigieuses.

Pour plus de commodité dans la description des faits, je diviserai la vie de ces cellules en trois périodes nettement caractérisées.

1. La *première période*, très courte, s'étend de la naissance des auxocytes jusqu'au moment où cesse leur ressemblance avec les spermatogonies croûtelleuses, leurs mères. Cette différenciation morphologique commençant à s'effectuer à la fin du stade 11, cette première période ne comprend que les stades 10_1 et 11_1.

2. La *deuxième période*, de beaucoup la plus longue de toutes, est caractérisée par la formation du filament chromatique, puis

culier ceux de *Perameles*, sont de très grande taille. Ceux de *Perameles* mesurent 27 μ de plus grand diamètre.

1. 1re partie de ce mémoire, ces *Archives*, t. IV, p. 139 et suiv.

des chromosomes. Ainsi qu'on l'a fait remarquer depuis longtemps, *cette période n'est que la longue prophase de la karyokinèse*. Pendant les stades 12_{I}, 1_{II} et 2_{II}, les croûtelles de chromatine se résolvent en petits grains. Au stade 3_{II}, on peut constater que ces grains sont disposés en un chapelet pelotonné. Le filament chromatique dès lors formé se développe peu à peu, en même temps que le noyau et tout le corps cellulaire augmentent de volume. Des différenciations remarquables, *les corps de* **Lenkossék**, apparaissent ensuite dans le peloton chromatique, en même temps que se produisent de curieux mouvements de chromatine peut-être homologues du *synapsis* observé chez d'autres animaux. Au stade 3_{III} le filament chromatique commence à se segmenter en chromosomes. La fissuration longitudinale apparaît d'abord de distance en distance, suivie (au stade 4_{III}) des divisions transversales; les chromosomes se séparent ensuite complètement. Dans le corps cellulaire apparaissent et se développent pendant cette longue période l'idiozome, les centrosomes et les corps chromatoïdes.

3. La disparition de la membrane nucléaire et l'apparition du fuseau achromatique marquent le passage de la deuxième à la *troisième et dernière période*. Celle-ci, très courte, correspond à la métaphase et à l'anaphase de la karyokinèse; elle occupe seulement le stade 5_{III} et prend fin avec la séparation des cellules filles.

Questions de terminologie.

La division que j'adopte pour décrire commodément la vie des spermatocytes me parait plus précise, plus logique et moins tendancieuse que celles qu'on utilise généralement [1].

La plupart des auteurs, depuis **Van Beneden et Julin** (1884), considèrent comme une des divisions fondamentales de la spermatogénèse — aussi bien que de l'oogénèse — une « période d'accroissement ». Celle-ci correspond *non pas à toute la vie du spermatocyte*, mais seulement à la deuxième période de la division que j'ai adoptée, c'est-à-dire à la prophase particulièrement longue de la karyokinèse. Assurément l'accroissement volumétrique de toutes les parties de la cellule est un phénomène important et bien visible; mais pas tellement important qu'on continue à en faire un motif de terminologie! La préparation supposée de la réduction chroma-

1. Voir 2e partie de ce mémoire, ces *Archives*, t. IV, p. 233.

tique et surtout, ainsi que je le montrerai plus loin, les changements morphologiques et histochimiques de la chromatine, pendant cette période, ont une importance beaucoup plus grande et mériteraient mieux, quoique encore arbitrairement, à mon avis, de caractériser cette période.

L'expression « période d'accroissement » n'a même plus le mérite d'établir une comparaison exacte entre le spermatocyte et l'oocyte. En effet, comme l'a fait remarquer très justement **Grégoire** [1], la période d'accroissement du spermatocyte ne correspond qu'à une partie (la première de la période d'accroissement de l'oocyte : la seconde partie de l'accroissement de l'oocyte, caractérisée par la formation des matériaux vitellins, n'est pas du tout représentée dans la vie du spermatocyte.

Tous les auteurs considèrent encore comme une autre période primordiale de la spermatogénèse — aussi bien que de l'oogénèse — les deux divisions karyokinétiques interposées entre la « période d'accroissement » et la période de métamorphose des spermies. Détachant de la vie de l'auxocyte la métaphase et l'anaphase de sa division, pour les joindre à la vie entière de la cellule d'Ebner (ou spermatocyte de 2e ordre), ils qualifient de « période de maturation » la tranche ainsi artificiellement découpée dans la lignée spermatique, ou bien encore disent : « divisions de maturation » ou « divisions réductionnelles ».

Sans nier le moins du monde la haute importance des karyokinèses en question, on doit reconnaître que les expressions classiques qui servent à les désigner sont mauvaises. *Ces karyokineses ne mûrissent pas les cellules sexuelles mâles!* Qu'on dise de l'ovule, après l'expulsion des globules polaires, qu'il est *mûr*, cela se comprend, puisqu'il est alors apte à être fécondé sans aucun changement. Mais dans le sexe mâle, la cellule mûre, c'est le spermatozoïde seulement après que sa métamorphose est complète : le mot maturation s'appliquerait donc mieux à la période de métamorphose des spermies.

Quant à la réduction chromatique, il me paraît de plus en plus préférable de ne pas la faire intervenir dans la terminologie de la lignée spermatique. Il semble en effet probable que la réduction du nombre des chromosomes surnagera seule, à l'état de fait, au-dessus des théories caduques de la réduction chromatique. De plus il est acquis que la réduction numérique s'accomplit non point pendant la mitose proprement dite des spermatocytes, mais pendant la prophase de cette mitose, c'est-à-dire pendant la période dite d'accroissement. Il n'y a donc plus de « mécanisme réductionnel » dans les karyokinèses proprement dites.

Farmer et Moore (1904), considérant que la réduction numérique des chromosomes est (à leur avis) le phénomène capital de la vie des spermatocytes et des oocytes de 1er et de 2e ordre (et de leurs homologues dans les deux sexes, chez les plantes), ont proposé le nom de *phase miniotique* (*maiotic phase*) [2], pour désigner les deux divisions cellulaires dites réduc-

1. Grégoire (V.), Les fondements cytologiques des théories courantes sur l'hérédité mendélienne. Les chromosomes : individualité, réduction, structure. *Ann. de la Soc. roy. zool. et malacol. de Belgique*, t. XLII, 1908 (p. 307, note 1).

2. De μείωσις, diminution. Le néologisme de **Farmer et Moore** semble mal

tionnelles, y compris la longue prophase (période d'accroissement de la plupart des auteurs) de la première de ces divisions. Toutes les divisions cellulaires qui se succèdent depuis la première division du germe fécondé jusqu'à la dernière division des spermatogonies sont *prémaiotiques;* chez les animaux, les gamètes étant les cellules filles de la dernière division maïotique, il n'y a pas de phase, ni de divisions postmaïotiques; mais il y en a chez les plantes supérieures [1].

Partant de ce fait, indiscutablement capital, que les cellules sexuelles mâles et femelles, dans les deux règnes, se forment à la suite de *deux karyokineses successives* qui diffèrent de toutes les autres, **Grégoire** (1905) [2] a proposé d'appeler *tétradogénèse* « la série des phénomènes qui amènent la formation des *cellules reproductrices en tétrades*, *tétradocytes* les sporocytes, spermatocytes et oocytes de 1er ordre, et *dyadocytes* les deux cellules issues de la 1re division et qui n'ont plus à se diviser qu'une fois ». Ces noms me paraissent excellents pour désigner les phénomènes et les générations cellulaires *généraux*, communs aux deux sexes et aux deux règnes; mais, naturellement, ils ne prétendent pas se substituer aux expressions jusqu'ici usitées.

Beaucoup d'auteurs récents ont pris l'habitude d'appeler *mitoses somatiques* celles des spermatogonies, *sous prétexte qu'elles s'effectuent selon le mode commun à toutes les cellules du corps*, tandis que les mitoses des deux générations de spermatocytes (mitoses dites réductionnelles) s'accomplissent seules d'une manière particulière. C'est là un abus de langage évident : en effet les spermatogonies, qui renferment en puissance le *germen* (puisqu'elles sont les aïeules des spermatozoïdes), diffèrent précisément en cela des cellules du reste du corps, qui sont, chez les animaux supérieurs, inaptes à faire des éléments reproducteurs!

Rien n'est plus important, pour la clarté des descriptions scientifiques, qu'une bonne terminologie : les expressions inutiles, prématurées ou mauvaises ne doivent pas être conservées comme des idoles. C'est pourquoi *je m'en tiens exclusivement à la chronologie et à la terminologie définies d'après la* GÉNÉALOGIE *des individus cellulaires composant la lignée spermatique* et, par conséquent *inattaquables.*

§ II. — 1re PÉRIODE DES AUXOCYTES (STADES 10_1 ET 11), DE LEUR NAISSANCE JUSQU'AU DÉBUT DE LEUR DIFFÉRENCIATION.

J'ai désigné (**Regaud**, 1900-7) abréviativement sous le nom de *gonocytes* les jeunes spermatocytes, encore ressemblants aux spermatogonies croûtelleuses et qu'on confondait avec celles-ci. Ce mot répondant à un objet précis et à un état nouvellement

formé; il devrait s'écrire phase « méiotique » et non « maïotique », d'autant plus qu'il existe un mot μείωσις (μείωσις), qui veut dire accouchement.

1. Voir, au sujet des phases maïotique et prémaïotique, **Moore et Walker** (1906).

2. V. GRÉGOIRE, Les résultats acquis sur les cinèses de maturation dans les deux règnes. 1er mémoire. *La Cellule*, t. XXII.

connu était donc légitime; mais je reconnais volontiers qu'il n'était pas nécessaire. Quoiqu'il fût bien entendu qu'il ne s'appliquait qu'à un âge des spermatocytes et non point à une espèce cellulaire, je le retire, pour éviter toute confusion.

Lorsque l'individualisation des cellules filles est achevée (Pl. XII, fig. 76), après la karyokinèse des spermatogonies croûtelleuses, la chromatine est disposée sous forme d'anses très serrées et embrouillées les unes dans les autres; elle forme, de chaque côté du plan de séparation des deux cellules, un amas irrégulièrement elliptique, encore sans membrane nucléaire nette.

En même temps que la membrane nucléaire devient visible (Pl. XII, fig. 77), la chromatine s'ordonne en croûtelles superficielles, anguleuses, d'abord petites et nombreuses, unies entre elles par des filaments très fins. Ensuite le noyau prend la forme sphérique, et les croûtelles, toujours irrégulières, diminuent de nombre en augmentant de volume (Pl. XII, fig. 78). Les angles des croûtelles s'arrondissent (fig. 79). Le centre du noyau devient clair et ne renferme plus de chromatine[1].

Je rappelle ici que j'ai plusieurs fois observé, au début de ce stade, des figures d'étranglement nucléaire d'ailleurs peu nombreuses mais caractéristiques[2]. Je leur ai attribué, sous toutes réserves, la signification d'amitoses multiplicatrices.

Dès leur naissance, les auxocytes possèdent une zone de protoplasma nettement circonscrite et aisément visible. Cette zone va d'abord en se rétrécissant. A cette période, je n'ai pu observer ni idiozomes, ni centrosomes, ni corps chromatoïdes; le protoplasma paraît tout à fait homogène.

Dans les préparations colorées par l'hémalun et la safranine, après mordançage convenable au chrome[3], la chromatine des

1. Au sujet de la question de la permanence des chromosomes de la mitose précédente, voir chap. VIII, § VI, p. 414.

2. Voir 2e partie de ce mémoire, ces *Archives*, 1901, p. 346 et suiv.

3. *Méthode de coloration par l'hématun et la safranine.* — Toutes les fois qu'au cours de ce mémoire il a été ou il sera question de la coloration par l'hématun et la safranine, il est sous-entendu que la fixation de la pièce a été obtenue par le mélange de bichromate de potasse et d'acide acétique de Tellyesniczky : car *la chromisation des cellules est indispensable à la réussite de ce procédé de coloration.*

A ce propos je dois faire remarquer qu'en attribuant à C. Rabl le procédé de

jeunes spermatocytes est d'abord fortement et complètement hématéiniphile, comme celle des spermatogonies croûtelleuses. Mais vers la fin du stade 10_{I}, on voit presque dans chaque noyau une ou deux croûtelles colorées en rouge lie-de-vin (Pl. XII, fig. 80 et 81) ou même franchement safranophiles.

La ressemblance indéniable des jeunes spermatocytes avec les spermatogonies croûtelleuses n'est pas telle qu'on soit exposé à les confondre facilement avec ces dernières. Trois caractères permettent de les reconnaître à coup sûr : *a*) le stade auquel on les trouve, entre l'expulsion et l'élimination des spermatozoïdes, *b*) leur taille, environ moitié plus petite que celle des spermatogonies, *c*) leur nombre, beaucoup plus grand.

Les spermatocytes pendant cette première période ont été exactement décrits par moi-même (1900-7 et 1901) chez le Rat, **Schœnfeld** (1901, p. 37) chez le Taureau et **Duesberg** (1908) chez le Rat.

Schœnfeld qualifie les croûtelles de chromatine de scutelles ou de chromoplastes.

Duesberg (1908-2, p. 15 et 18) dit que les jeunes spermatocytes du Rat ont une forme polyèdrique. Je ne leur ai jamais trouvé qu'une forme arrondie ou ovalaire.

§ III. — 2e PÉRIODE DES AUXOCYTES (DU STADE 12_{I} AU STADE 4_{III} INCLUS),

DEPUIS LE DÉBUT DE LEUR DIFFÉRENCIATION JUSQU'AU DÉBUT DE LA MÉTAPHASE DE LEUR KARYOKINÈSE.

Pendant cette longue période, il est nécessaire d'envisager séparément les diverses parties constituantes de la cellule.

coloration en question, j'ai commis une erreur partielle. Cet auteur a bien été le premier, à ma connaissance, qui ait employé une coloration combinée par l'hématoxyline et la safranine. Mais en suivant les indications qu'il donne, les résultats qu'on obtient sont fort différents de ceux que j'ai obtenus, ainsi que l'expérience me l'a ultérieurement appris. Là encore (voir note p. 292), le *mordançage préalable de la pièce a une importance capitale.* Les pièces simplement fixées par les mélanges de Bouin ou de Lenhossék, non seulement ne se prêtent pas à d'aussi bonnes colorations par l'hémalun-safranine, comme je l'ai dit à tort (**Regaud**, 1900-6, p. 111), mais même ne donnent aucun bon résultat, à moins qu'on ne les soumette après fixation à un mordançage chromique : dans ce dernier cas seulement on peut obtenir de très bonnes colorations (**Regaud**, 1903-2, p. 181-182).

Loukjanow (1898) a employé la coloration double par l'hémalun et la safranine après fixation par le sublimé, dans l'étude du testicule de la Souris. Il n'a

J'étudierai donc successivement :

1° Le noyau;

2° Le protoplasma commun et les mitochondries;

3° L'idiozome;

4° Les centrioles;

5° Les corps chromatoïdes intraprotoplasmiques.

1.

Le noyau.

La membrane et le suc nucléaire ne présentent pas de particularités apparentes autres que celles qui semblent dues à l'action des corps de Lenhossék et que je signalerai à propos de ces derniers[1]. La charpente de linine est peu visible[2]. La chromatine, par contre, est le siège de phénomènes tout à fait remarquables et complexes que j'étudierai dans l'ordre suivant :

A. La formation du filament chromatique commun et sa structure;

B. Les parties différenciées du filament chromatique;

C. Les nucléoles;

D. La segmentation du filament chromatique et l'évolution des chromosomes jusqu'à la disparition de la membrane nucléaire.

A. *Le filament chromatique commun. Sa formation et sa structure.*

La différenciation morphologique des auxocytes commence vers le milieu du stade 14_1. Au pourtour des croûtelles appa-

pu voir, par ce procédé, que les plus grossières des variations de chromaticité des éléments nucléaires de la lignée spermatique.

Ainsi la coloration nucléaire double par l'hémalun et la safranine, *précédée du mordançage chromique indispensable*, constituait, au moment où je l'ai fait connaître (**Regaud**, 1900-6), une méthode de coloration nouvelle; je la désignerai sous le nom de *chrome-hémalun-safranine*.

1. On a signalé l'amincissement, et même la disparition de la membrane nucléaire pendant le synapsis : voir chap. VIII, § II. Cela ne s'observe pas chez le Rat.

2. La comparaison des figures de **Duesberg** (1908, pl. X) avec les miennes démontre que cet auteur a obtenu une coloration intensive de la charpente achromatique par l'hématoxyline ferrique, au détriment de l'électivité sur la chromatine.

raissent des grains de chromatine libres, anguleux, toujours hématéiniphiles. Ces grains semblent résulter de l'émiettement des croûtelles, car à mesure que le nombre des premiers augmente, le volume des secondes diminue. Un peu plus tard, les grains groupés en amas occupent la place des croûtelles disparues ou en voie de disparition (Pl. XII, fig. 82, 83, 84). Le phénomène de la pulvérisation des croûtelles occupe tout le stade 1_{II}; il est généralement achevé à la fin du stade 1_{II}[1]. Pendant ce temps les noyaux ont fréquemment une teinte violette diffuse due à la coloration de la membrane ou du suc nucléaire. Des taches superficielles, safranophiles, rouges vif ou lie-de-vin, se rencontrent communément pendant le stade 1_{II} (Pl. XII, fig. 84).

Au stade 2_{II} (Pl. XII, fig. 85), les croûtelles ont en général complètement disparu. Celles qui persistent exceptionnellement ont une couleur lie-de-vin. Les grains sont devenus plus volumineux, égaux et sphériques. Leur répartition dans l'espace nucléaire n'est pas encore parfaitement homogène, mais tend à le devenir. Ils sont toujours intensément hématéiniphiles. Le volume de la cellule a peu à peu augmenté; l'augmentation porte à la fois sur le noyau et sur le protoplasma. Les jeunes auxocytes tendent à s'éloigner de la membrane du tube séminal.

Au stade 3_{II}, on ne voit plus jamais de croûtelles hématéiniphiles. Le volume des grains s'est encore accru, et ils occupent tout l'espace nucléaire. Lorsque le noyau est vu suivant toute son épaisseur (fig. 87), les grains très nombreux paraissent très serrés, régulièrement répartis et sans ordonnance définie. Si au contraire on observe un noyau dans une faible partie de son épaisseur (fig. 86), on reconnaît que les grains ne sont pas disposés au hasard mais les uns à la suite des autres; ils sont supportés par un filament ténu, faiblement coloré, pelotonné à travers tout l'espace nucléaire. Il est impossible de savoir si le filament est unique, ou bien s'il est interrompu, ou multiple. En outre on trouve généralement dans chaque noyau un ou deux

1. Le phénomène de la pulvérisation des croûtelles a été décrit par **Lenhossék** (1898) dans les « spermatogonies de transition », par moi-même (1901), par **Schœnfeld** (1901) et par **Duesberg** (1908).

corpuscules safranophiles superficiels, fréquemment dissimulés sous les innombrables grains hématéiniphiles opaques[1]; les corpuscules safranophiles sont deux ou trois fois plus volumineux que les grains; leur forme est variable, mais ils sont toujours *aplatis contre la membrane* et *lisses*. Leurs relations avec le ou les filaments de grains hématéiniphiles sont impossibles à préciser.

Pendant le stade 4_{II} (Pl. XII, fig. 88 et 89), les grains de chromatine hématéiniphile augmentent de volume, et deviennent de moins en moins individualisables le long du filament chromatique plus épais. Celui-ci devient bientôt presque lisse, ainsi qu'on peut s'en rendre compte sur les coupes minces. Vus en coupe épaisse, les noyaux ont cependant encore un aspect grossièrement granuleux. Mais cet aspect tient aux coudes très nombreux du peloton chromatique très dense, et non pas à la présence de grains libres. Dans tous les noyaux, il y a au contact de la membrane de 1 à 4 corps safranophiles; les uns ne sont manifestement que des portions du filament chromatique non isolées et à peine épaissies; les autres semblent être des masses complètement isolées et à contours arrondis. Souvent il règne autour de ces corps safranophiles une étroite zone libre qui les sépare du reste du filament. Vers la fin de ce stade, les corps rouges deviennent plus rares puis disparaissent complètement pour un temps.

Du stade 5_{II} au stade 3_{III} (auquel commence l'individualisation des chromosomes), le peloton chromatique — abstraction faite des parties différenciées dont il va bientôt être question — subit des changements considérables, mais très lents; il serait d'autant plus fastidieux de les décrire pour chaque stade, qu'ils ne deviennent évidents que lorsqu'on compare des stades assez distants l'un de l'autre; on peut les résumer en les phénomènes principaux suivants, qui se passent simultanément (Pl. XII, fig. 90 à 102) :

1. Ces grains lenticulaires superficiels, qui se colorent en rouge par l'hémalun-safranine, se colorent en noir par l'hématoxyline ferrique, dans les préparations provenant de pièces chromées. Mais, l'hématoxyline ferrique laissant à peu près incolore le reste du peloton chromatique (qui, dans l'autre procédé, se teint en violet foncé), les grains différenciés superficiels sont alors plus évidents et paraissent plus nombreux.

a) Le filament chromatique s'accroît en épaisseur.

b) A sa surface il se développe des rugosités de plus en plus accentuées, qui lui donnent un aspect épineux ou moussu contrastant avec la surface lisse de certaines parties safranophiles différenciées du filament chromatique.

c) Il se fait un desserrement progressif du filament chromatique, primitivement très serré. Déjà au début du stade 7_{II} (fig. 90) et très nettement à la fin de ce stade (fig. 91), l'aspect grossièrement grenu du noyau des auxocytes a fait place à un aspect filamenteux; les anses du filament, au lieu de présenter des coudes brusques, décrivent des courbes à rayons de plus en plus grands. Plus tard et sauf des variations de tassement constantes, mais localisées à certaines parties du noyau, et qui paraissent subordonnées à l'action du ou des corps de Lenhossék, les anses du peloton chromatique sont en général de plus en plus écartées les unes des autres. Le desserrement du peloton chromatique marche de pair avec l'augmentation de volume du noyau et l'accroissement du suc nucléaire. Mais se produit-il aussi un raccourcissement réel du filament? C'est ce que je ne saurais décider, bien que cela semble probable.

d) En même temps qu'il devient de plus en plus lâche, le peloton chromatique s'ordonne par rapport à la surface du noyau. Surtout à partir du stade 11_{II} (Pl. XII, fig. 95 et suiv.), le filament laisse presque parfaitement libre la partie centrale du noyau, et s'étale contre la membrane nucléaire, en décrivant là des courbes variées, parfois plus ou moins parallèles entre elles pendant une partie de leur trajet (fig. 95). Quelques anses seulement traversent l'espace nucléaire. L'enroulement du filament sous la membrane a lieu de préférence dans des plans presque perpendiculaires ou légèrement obliques au grand axe du noyau.

Il est à ce moment assez facile de suivre dans toute sa longueur le filament chromatique encore indivis et non fissuré. On constate qu'il est unique. Parfois, mais pas toujours, on lui trouve une ou deux extrémités libres, fusionnées le plus souvent avec un corps de Lenhossék; d'autres fois on n'arrive pas à

voir d'extrémités libres; les anastomoses entre les anses juxtaposées du filament sont rares[1].

e) Il se fait un changement continu mais lent dans les affinités colorantes de la chromatine du peloton. Ce changement est très frappant dans les préparations de pièces mordancées au chrome et dont les coupes ont été colorées par l'hémalun et la safranine. Dans ce cas, les deux extrêmes sont représentés : d'une part par les très jeunes auxocytes dont la chromatine se colore en violet par l'hémalun, d'autre part par les gros auxocytes dont les chromosomes nettement séparés prennent seulement la safranine. Entre ces deux étapes, la chromatine du filament passe insensiblement par toutes les nuances intermédiaires. Ce changement si remarquable d'affinités chromatiques est aussi très net dans les préparations provenant de pièces également mordancées par le chrome et dont les coupes ont été colorées par l'hématoxyline ferrique : dans ce cas, seules conservent la couleur noire les parties chromatiques que la méthode précédente aurait colorées en rouge; la chromatine hématéiniphile reste teinte en gris très pâle (Pl. XIII, fig. 109, 110; et Fig. 23 et 24, p. 303 et 304).

Ce changement de chromaticité du peloton me semble indiquer un changement de composition chimique (voir chap. VIII, § VII, p. 422).

Pendant cette longue évolution du filament chromatique, ses anses, qu'elles soient serrées ou lâches, sont à tous les stades « encharpentées » dans un réseau de linine. Ce réseau de linine est parfaitement distinct du filament chromatique — parce qu'il est ou bien invisible, ou bien différentiellement coloré — après

1. On sait que chez beaucoup de Vertébrés inférieurs et d'Invertébrés, les anses du filament chromatique, à ce stade, présentent une ordonnance telle qu'elles déterminent dans le noyau un « champ polaire » de **G. Rabl**.

Dans les auxocytes des Mammifères — et en particulier du Rat —, on ne retrouve pas de phénomène analogue. Car, si le corps de Lenkosséк détermine bien une sorte de polarité dans le noyau (voir plus loin p. 326), les anses du filament chromatique ne présentent aucune orientation les unes par rapport aux autres comparable à celle qu'on observe, par exemple, dans les auxocytes de la Salamandre.

Cependant **Benda** (1906-1, p. 426) décrit chez les Monotrèmes, après la segmentation transversale du filament chromatique (qui, d'après ses observations, précéderait la fissuration longitudinale) une orientation polaire et contre-polaire des anses.

l'emploi des procédés qui teignent exclusivement la chromatine (hémalun seul ou combiné à la safranine) ou qui teignent différentiellement la linine (hémalun-éosine). Mais avec d'autres procédés de coloration (hématoxyline ferrique), la linine se confond parfois plus ou moins avec la chromatine.

Lorsque la structure du noyau est devenue très lâche, il est facile de voir, dans toutes les préparations, que les saillies épineuses du filament donnent insertion à des travées de linine anastomotiques.

La formation du filament chromatique, dans les premiers stades des auxocytes, a été décrite par **Lenhossék** (1898) et par **Duesberg** (1908) chez le Rat, par **Schœnfeld** (1901) chez le Taureau. La description de **Schœnfeld** n'a rien de commun avec aucune autre : je m'en occuperai à propos du synapsis (voir chap. VIII, § II, p. 383). Ma description est conforme à celle de **Lenhossék**, mais elle s'écarte notablement de celle de **Duesberg** (1908-2, p. 16-17, 21). Pour cet auteur, la chromatine est, après la disparition des croûtelles, disposée en un *réseau* d'abord excessivement fin et serré, puis à mailles plus larges et à travées plus épaisses. « La chromatine afflue de certains filaments vers leurs voisins, ce qui amène d'abord la formation d'épaississements aux points d'intersection. Le nombre des travées de chromatine se réduit ainsi progressivement, et finalement il n'en reste plus que quelques-unes qui ont drainé toute la chromatine du noyau. Ces travées suivent un trajet sensiblement parallèle. Elles sont réunies entre elles par des anastomoses transversales de linine, plus ou moins chargées encore de grains de chromatine. »

Pour **Lenhossék** et pour moi-même, au contraire, la *chromatine* est disposée d'emblée en un filament continu sans anastomoses, mais dont les anses pelotonnées sont encharpentées dans un réseau de *linine*.

Les figures 6 à 13 de **Duesberg** montrent avec la plus grande netteté un réseau d'abord serré, puis à mailles de plus en plus grandes, dont les travées sont uniformément colorées en noir par l'hématoxyline ferrique. C'est dans l'interprétation des travées de ce réseau que gît, à mon avis, la principale divergence. Pour **Duesberg** toutes les travées contiennent de la chromatine. Je pense au contraire qu'il a coloré uniformément la chromatine et aussi la linine. Dans mes préparations colorées par l'hémalun et la safranine, la chromatine est seule colorée, et le réseau de linine est presque invisible; on voit très nettement dans les coupes suffisamment minces, que, même aux premiers stades qui suivent la pulvérisation des croûtelles, la chromatine n'est pas disposée en réseau, mais en filaments entremêlés (ou en un filament unique?).

Dans les stades ultérieurs, lorsque la structure du noyau est devenue moins dense, **Duesberg** a fait exactement la distinction entre le filament chromatique et le réseau de linine.

C'est **Hermann** (1889-1, p. 76) qui a le premier fait remarquer, chez la

Souris, que dans les gros spermatocytes le filament chromatique est enroulé superficiellement sous la membrane nucléaire, laissant libre l'intérieur du noyau.

Changement de chromacité. — Cet auteur est aussi le premier qui ait noté le changement d'affinité du peloton chromatique pour les matières colorantes. Dans des préparations (provenant de pièces fixées par son mélange osmio-platino-acétique), colorées par le mélange triple de Flemming, il a vu que le filament cesse peu à peu de prendre le violet de gentiane, pour prendre la safranine, et que les chromosomes sont purement safranophiles.

Moore (1894, p. 142) a noté assez exactement les modifications que subit la chromatine (du filament) des spermatocytes au point de vue de sa colorabilité. Soumise à l'action de couleurs différenciatrices, la chromatine montre une séparation en deux constituants au moins. L'un deux prend plus manifestement la coloration cytoplasmique, l'autre prend essentiellement la coloration nucléaire. « L'affinité des noyaux des spermatocytes pour les couleurs essentiellement nucléaires est inversement proportionnelle à leur degré de développement. »

Loukjanow (1898) dit aussi que, dans les spermatocytes de la Souris, le peloton chromatique, bleu-violet (hématéine) pendant la période d'accroissement, se colore en rouge (safranine) peu de temps avant la karyokinèse.

J'ai décrit avec précision (1900-7, 1901-3) les variations de colorabilité présentées par la chromatine des spermatocytes. Mais aucun auteur récent n'a tenu le moindre compte des descriptions antérieures, ni de la mienne; et la méthode nouvelle que j'ai fait connaître pour mettre en évidence ce fait important n'a pas été employée par **Duesberg**.

Nomenclature de Winiwarter [1]. — Parmi les meilleures études que nous possédions sur la structure du noyau pendant la prophase des tétradocytes, chez les Mammifères, sont celles de **v. Winiwarter** (chez le Lapin, 1900) et de **v. Winiwarter et Sainmont** (chez le Chat, 1909); mais ces études se rapportent à l'*ovogénèse*, et je ne puis les passer en revue d'une manière détaillée. **V. Winiwarter**, pour désigner les stades successifs par lesquels passe le noyau de l'oocyte, chez le Lapin, a proposé une terminologie qui a été adoptée par un assez grand nombre d'auteurs; quelques-uns des termes primitivement choisis par lui conviennent un peu moins bien pour les oocytes du Chat (**v. Winiwarter et Sainmont**); ayant essayé de les appliquer à la description des spermatocytes du Rat, je me suis trouvé fort embarrassé, parce que plusieurs ne conviennent plus du tout à cet objet.

Les *noyaux protobroques* de **v. Winiwarter** (noyaux réticulés primaires) appartiennent à des oogonies; ils correspondent certainement aux noyaux des spermatogonies croûtelleuses du Rat, mais avec de telles différences de structure et d'aspect de la chromatine, que l'étymologie βρόχος, maille de filet) ne signifie ici plus rien d'exact.

1. H. von Winiwarter, Recherches sur l'ovogénèse et l'organogénèse de l'ovaire des Mammifères (Lapin et Homme). *Arch. de Biologie*, t. XVII, 1900.

H. von Winiwarter et G. Sainmont, Nouvelles recherches sur l'ovogénèse et l'organogénèse de l'ovaire des Mammifères (Chat). Chap. IV. Ovogénèse de la zone corticale primitive. *Ibid.*, t. XXIV, 1909.

Les *noyaux poussiéroides*, vus par **v. Winiwarter et Sainmont**, dans la lignée ovulaire du Chat et retrouvés par eux après coup dans la lignée ovulaire du Lapin, ont une place incertaine : ces auteurs inclinent à les considérer comme des oocytes, plutôt que comme des oogonies. Je ne leur trouve absolument aucun correspondant dans les spermatocytes du Rat. Les noyaux poussiéroides figurés, par **v. Winiwarter et Sainmont**, ressemblent beaucoup aux noyaux des spermatogonies poussiéreuses du Rat.

Les *noyaux deutrobroques* (noyaux réticulés secondaires) de **v. Winiwarter** appartiennent certainement aux oocytes, et correspondent aux noyaux des spermatocytes croûtelleux du Rat, bien qu'ils n'aient avec ceux-ci guère de ressemblance.

Les *noyaux leptotènes* (noyaux à filaments chromatiques fins) sont caractérisés par la formation de filaments chromatiques de plus en plus nets, qui tendent à s'orienter parallèlement, par couples, dans une direction prédominante. Ces noyaux devraient se rencontrer aux st. 2_{II} à 4_{II} de ma nomenclature, chez le Rat ; mais on ne voit absolument rien de semblable.

Les *noyaux synaptènes* sont caractérisés par le tassement synaptique des filaments chromatiques fins en une région du noyau, avec orientation et parallélisme de ces filaments, qui sont disposés en arceaux proéminents dans l'hémisphère clair du noyau. Chez le Rat, on n'observe pas de synapsis typique [1], pas d'orientation des anses du filament chromatique et rien qui rappelle l'accolement des filaments deux à deux si nettement décrit et figuré, chez le Chat, par **v. Winiwarter et Sainmont**.

Les *noyaux pachytènes* (à filament épais) correspondent assez bien aux noyaux des spermatocytes du Rat, aux st. 5_{II} à 3_{III} de ma nomenclature. Les *noyaux diptotènes* (à filament dédoublé) correspondent bien aux noyaux des spermatocytes du Rat au st. 3_{III}.

Il n'y a pas lieu de mettre le moins du monde en doute les descriptions données par **v. Winiwarter et Sainmont**, pour les *oocytes* du Lapin et du Chat. Bien plus, je puis d'ores et déjà indiquer qu'elles s'appliquent exactement aux *spermatocytes* de ces mêmes animaux. D'autre part je suis tout à fait sûr de l'exactitude de ma description des spermatocytes du Rat, et celle-ci concorde dans ses traits les plus essentiels avec la description de **Duesberg**. Quelle conclusion tirer de ces divergences? A mon avis, celles-ci : Il y a dans la structure des noyaux des tétradocytes des détails très apparents qui peuvent être très différents d'une espèce à l'autre, même lorsque les espèces considérées sont voisines, ou très semblables même dans des espèces éloignées. De ce que des particularités structurales sont *très apparentes*, il ne faut pas déduire qu'elles

1. Voir chap. VIII, § II, p. 381. et § III, p. 392.

sont *très importantes*. Les variations spécifiques, de l'ordre de celles que je signale ici, rendent presque illusoire toute œuvre de synthèse, jusqu'à ce qu'un nombre considérable d'espèces ait été étudié. Nous devons être très prudents dans les déductions théoriques générales que nous sommes tous enclins à tirer de nos observations particulières, et les terminologies que nous proposons ne peuvent être que provisoires.

B. *Les parties différenciées du filament chromatique.*

Certaines parties du filament chromatique des auxocytes, toujours placées superficiellement sous la membrane nucléaire, montrent une différenciation remarquable. Les unes, occupant une petite région de la surface du noyau, sont nettement séparées par un large espace clair du reste du filament, lequel est tassé et comme refoulé dans l'hémisphère opposé : ce sont les *corps de Lenhossék* typiques. Les autres, non auréolées d'un espace clair, se distinguent seulement du reste du filament grâce à leur colorabilité spéciale (par exemple, par la safranine) et à leur surface lisse. Les unes et les autres de ces parties sont le plus souvent nettement continues avec le filament chromatique. Ce dernier caractère, leur forme et leur situation tout à fait superficielle les distinguent des nucléoles.

a) Corps safranophiles, non auréolés. — Déjà aux stades 3II et 4II, chaque noyau d'auxocyte montre plusieurs petits corps safranophiles en contact avec la membrane nucléaire, et dont les rapports avec le filament chromatique (qui semble tenu souvent à une petite distance de ces corps, dont les sépare une étroite zone libre) sont difficiles à préciser. Des corps analogues mais plus gros, se trouvent depuis le stade 10II jusqu'à la fin du stade 4III, c'est-à-dire jusqu'au moment de la disparition de la membrane nucléaire; la laxité du peloton rend alors leur étude très facile.

Ces corps sont très polymorphes et présentent avec le filament chromatique des rapports variables. Mais ils se distinguent toujours par quatre caractères :

1) *Leur situation est superficielle;* parfois même ils sont étalés sous la membrane nucléaire;

β) *Leur surface est absolument lisse*, tandis que le filament chromatique commun est rugueux;

γ) *Ils ont des affinités spéciales pour certains procédés de coloration :* Après chromisation suffisante des pièces, on les colore intensément et électivement par la safranine (méthode à l'hémalun-safranine), par le violet-cristal (méthode à l'alizarine ferrique et au violet-cristal, de **Benda**), par l'hématoxyline ferrique[1].

δ) Leur grosseur est ordinairement (mais pas toujours) notablement supérieure à celle du filament chromatique.

La forme de ces corps est généralement lenticulaire ou rubanée. Leur largeur est parfois uniforme et à peine plus grande alors que celle du filament. Souvent ils présentent des parties très rétrécies (Pl. XII, fig. 99) ou des renflements (fig. 98, 100, 103). Plus rarement ils apparaissent comme des taches à contours très irréguliers (fig. 95).

Assez souvent ces corps ne sont que des segments du filament chromatique, continus avec ce dernier par leurs deux extrémités (fig. 98, 103). D'autres fois, ce sont de simples nodosités du filament (fig. 98, 100). Mais ils peuvent n'être rattachés au filament que par une de leurs extrémités (fig. 97, 104) ou même en être complètement indépendants (fig. 99).

Leur nombre est très variable, de un à cinq par noyau; le plus souvent on en compte deux ou trois.

Leur orientation par rapport aux autres parties constituantes de la cellule (corps chromatoïdes extranucléaires, idiozome) est quelconque.

Il est clair — et les figures 98 à 104, soigneusement dessinées à la chambre claire, ne laissent aucun doute à cet égard — que ces corps ne sont que des parties différenciées du filament chromatique. Ils se transforment graduellement aux stades 3_{III} et 4_{III} en véritables nucléoles, sphériques, volumineux.

b) Corps de Lenhossék. — **Lenhossék** (1898) a le premier indi-

1. Par ces deux derniers procédés de coloration, les corpuscules en question apparaissent intensément colorés en violet ou en noir, tandis que le filament chromatique commun est rougeâtre ou gris très pâle : aussi ressortent-ils avec une particulière évidence. Dans de telles préparations, on en voit un nombre plus grand que dans les préparations à l'hémalun-safranine, particulièrement aux stades reculés, parce qu'ils ne sont pas cachés par une coloration foncée (hémalun) du filament (voir la note, p. 318).

vidualisé dans le noyau des auxocytes du Rat un corps superficiel, « lenticulaire », séparé du peloton chromatique par une large auréole claire. Ce remarquable dispositif est visible dès le stade 5_{II}; il devient tout à fait évident à partir du stade 7_{II}; il devient un peu moins facile à voir à partir du stade 11_{II}; mais il persiste jusqu'à la disparition de la membrane nucléaire (fin du stade 4_{III}).

Il n'y a habituellement dans chaque auxocyte qu'un seul corps de Lenhossék volumineux et typique; assez rarement j'en ai rencontré deux (fig. 28, p. 345, auxocytes, A, E). Mais, surtout dans les stades reculés (5_{II} à 8_{II}), au lieu d'un seul corps de Lenhossék volumineux, on en trouve deux ou trois, petits, entourés chacun d'une auréole claire, étroite et peu visible au premier abord.

Le caractère fondamental de cette formation — le seul qui la distingue des autres parties différenciées du filament chromatique — c'est la zone claire, l'auréole, qui sépare le peloton chromatique du corps de Lenhossék. De là résulte, dans les cas typiques (corps de Lenhossék unique et volumineux), une structure asymétrique du noyau (Pl. XII, fig. 90 à 104), dont les constituants chromatiques se répartissent inégalement entre deux hémisphères opposés : le sommet de l'un est occupé par le corps de Lenhossék; autour de celui-ci règne une zone claire, tantôt également large tout autour de lui (fig. 90, 94), tantôt asymétrique (fig. 92); le peloton chromatique apparaît tassé, comme refoulé dans les deux tiers environ restants de l'espace nucléaire. Peut-être cet état correspond-il au *synapsis* décrit dans les spermatocytes et les oocytes de nombreuses espèces animales; mais il y aurait chez le Rat ces particularités que le tassement du peloton chromatique serait plus tardif et beaucoup moindre qu'on ne l'a observé ailleurs. Les parties sont disposées comme si, entre le corps de Lenhossék et le reste du peloton chromatique, s'exerçait une action répulsive réciproque; ou comme s'il existait une pression intranucléaire agissant en sens inverse sur les deux hémisphères et écartant du corps de Lenhossék le peloton chromatique[1]. Et ce n'est peut-être pas là

1. Des phénomènes physico-chimiques (par exemple, la dissolution de substances dans le suc nucléaire, au niveau du corps de Lenhossék), qui détermineraient en

une simple comparaison, car le segment de la sphère nucléaire contenant le corps de Lenhossék est ordinairement proéminent, faisant une saillie arrondie d'un rayon notablement plus court que celui du segment principal opposé. Tel un œil, dont le segment cornéen plus petit fait saillie sur le segment plus gros correspondant à la sclérotique.

J'ai mesuré la saillie du noyau correspondant au corps de Lenhossék. Au stade 11_{II}, où la dissymétrie structurale du noyau est très accusée, j'ai trouvé que le diamètre correspondant à ce corps (quand il est unique et quand l'auréole est relativement grande) dépasse de 8 à 30 centièmes (ce dernier chiffre est exceptionnel) le diamètre perpendiculaire à cette direction. La déformation la plus accusée semble se produire lorsque le corps de Lenhossék est tourné soit vers le centre du tube, soit vers la membrane.

Lorsqu'il y a plusieurs corps de Lenhossék, chacun d'eux est entouré d'une auréole moindre que dans le cas où le corps est unique. Il y a un rapport inverse très évident, surtout aux stades reculés, entre d'une part le nombre des corps en question, et d'autre part leur grosseur et la largeur de l'auréole qui les entoure (fig. 28, A, E, p. 345).

Le corps de Lenhossék est toujours en contact intime avec la membrane nucléaire, sur la surface arrondie de laquelle il se moule. Il est plus ou moins large, mais très mince : il n'est donc pas lenticulaire, mais ordinairement en forme de calotte. Dans la zone du noyau qui lui correspond, la membrane nucléaire m'a paru plus mince qu'ailleurs.

Aux points de vue de la forme et de la colorabilité, il y a lieu de distinguer deux variétés de corps de Lenhossék.

a) Les uns sont purement hématéiniphiles (Pl. XII, fig. 90); ils ont toujours la forme de petites calottes larges et minces, à contour irrégulier, épineux ou anguleux; les corps de cette variété existent presque exclusivement du stade 5_{II} à la fin du stade 7_{II}.

un point du noyau voisin de sa surface une zone de concentration moléculaire beaucoup plus forte que dans le reste du liquide nucléaire, produiraient un refoulement du peloton chromatique, une dissymétrie structurale, semblables à ce qu'on observe dans la réalité. Ce n'est là, bien entendu, qu'une comparaison.

b) Les autres sont purement safranophiles; tantôt ils ont, comme les précédents, la forme de calotte (fig. 93); tantôt ils ont la forme de rubans, parfois étranglés (fig. 91). Mais, quelle que soit leur forme, ils sont toujours lisses. Les corps de la variété safranophile se rencontrent à peu près aussi fréquemment que les corps de la variété hématéiniphile à partir du stade 10_{II}.

D'autres corps de Lenhossék sont composés de parties hématéiniphiles et de parties safranophiles (fig. 92, 93, 94), les unes et les autres ayant les caractères particuliers que je viens de décrire. Au voisinage des corps hématéiniphiles, on voit habituellement un ou plusieurs petits corps safranophiles libres ou dépendant du filament chromatique. Ceux qui sont libres sont de véritables petits nucléoles. Ils sont tout à fait évidents dans certaines préparations à l'hématoxyline ferrique ou au violet-cristal (après fixation par le mélange de Tellyesniczky), dans lesquelles la chromatine safranophile est seule et intensément colorée (Pl. XIII, fig. 109).

Les corps de Lenhossék hématéiniphiles n'ont pas une structure homogène; dans certaines préparations à l'hématoxyline ferrique, dans lesquelles ces corps sont colorés en gris très pâle, on voit dans leur intérieur des corpuscules colorés en noir (Pl. XIV, fig. 109; et fig. 28, p. 345, voir les grains noirs dans les corps de Lenhossék des auxocytes A, D, E).

Il est assez rare que le corps de Lenhossék soit complètement isolé du filament chromatique; dans ce cas, je l'ai ordinairement trouvé safranophile (fig. 91, 95). Le plus souvent, surtout quand il est hématéiniphile, il est relié au reste du peloton chromatique par un ou plusieurs fils. Ces fils sont parfois aussi épais que le filament lui-même, mais habituellement ils sont plus grêles. Ces fils d'union ont la même colorabilité et la même forme épineuse que le filament chromatique commun; ce ne sont donc pas de simples filaments de linine.

L'orientation du corps de Lenhossék par rapport aux autres parties constituantes de la cellule est quelconque (voir plus loin, p. 347 et chap. VIII, § 2).

Les corps de Lenhossék persistent jusqu'à la disparition de la

membrane nucléaire. Ceux qui ont la réaction safranophile ne se distinguent plus guère des corps non auréolés à partir du stade 11_{II}. Ceux qui sont hématéiniphiles subissent la même modification progressive de leur chromaticité que le reste du filament; la zone claire qui les entoure s'atténue peu à peu, par suite du desserrement général du peloton chromatique, mais elle ne disparaît jamais complètement; on les retrouve jusqu'au stade 4_{III}, tantôt devenus indépendants du filament (fig. 105, 106), tantôt encore rattachés à celui-ci par un mince pédicule (fig. 104). Devenus très minces à la fin et difficiles à voir, ils disparaissent avec la membrane nucléaire; je ne crois pas qu'ils participent à la formation des chromosomes, ni directement à celle des nucléoles, quoique ceux-ci soient placés avec une fréquence particulière dans leur voisinage.

Hermann (1889-1) a mentionné (p. 75) comme nucléoles et représenté (ses fig. 28, 29) dans les « formes de transition entre les spermatogonies et les spermatocytes » de la Souris, de petits corps multiples, accolés à la membrane nucléaire, colorés purement en rouge par la safranine tandis que le peloton chromatique est coloré par le violet de gentiane. C'est la seule donnée ancienne que je connaisse sur les « parties différenciées du filament chromatique » des spermatocytes chez les Mammifères. Ma propre description (1900-7) a passé inaperçue. Toutefois les « chromatic centres » décrits par **Moore et Walker** (1906) chez le Cobaye, et les « empâtements » du filament chromatique qu'a vus **van Mollé** (1907) chez l'Écureuil sont très probablement des formations homologues à celles que j'ai décrites le long du filament chromatique, chez le Rat.

On trouve de plus nombreux renseignements sur les *corps de Lenhossék*. **Hermann** (1889-1, p. 76 et fig. 30) désigne encore comme nucléole, dans les gros spermatocytes de la Souris, un corps safranophile, irrégulièrement arrondi, sous-jacent à la membrane nucléaire. **Ebner** (1888, p. 260) rapporte une observation analogue. C'est **Lenhossék** (1898, p. 251-257) qui a le premier distingué des nucléoles le *corps intranucléaire* auquel j'ai (1900-7) proposé de donner son nom. Cet auteur a attiré l'attention sur l'auréole claire, qui entoure le corps en question, et qui peut équivaloir à la moitié du noyau, formant par rapport au peloton chromatique un espace vide comparable à la chambre à air d'un œuf de Poule. Il a montré que ses réactions colorantes le différencient des nucléoles et même du filament chromatique (quoiqu'il soit, comme ce dernier, formé de chromatine et de linine mais en proportions probablement différentes). Il a recherché son orientation par rapport à la lumière et à la paroi du tube ainsi qu'à l'idiozome, et trouvé qu'elle est absolument quelconque. Il a

1. Pour plus de détails, voir chap. VIII, § 2.

cherché vainement un corps homologue chez le Chat. Mais **Lenhossék** n'a pas suivi l'origine et l'évolution du corps en question, il a complètement méconnu ses relations avec le filament chromatique, et il ne dit rien de ses variations de nombre, de forme et de colorabilité.

Loukjanow (1898) décrit chez la Souris dans les « spermatogonies en train de se transformer en spermatocytes », et dans les « spermatocytes à la phase d'accroissement » un *nucléole* particulier, superficiellement placé, séparé du peloton chromatique par une zone claire (voir les fig. 24 et 36 de cet auteur). Ce nucléole se colore en rouge par la safranine, tandis que le peloton chromatique se colore en bleu violet par l'hématéine (après fixation par le sublimé). Pour **Loukianow**, il s'agit d'un phénomène spécial de « dégagement du nucléole ». L'auteur n'a pas su homologuer ce nucléole au « corps lenticulaire » de Lenhossék (dont il cite cependant le mémoire).

La Valette Saint-George (1898, p. 17 et fig. 6) a vu, dans les spermatocytes de la Souris et du Rat, un « chromosome » brillamment coloré, siégeant à côté du spirème dont il est souvent séparé par un léger espace vide.

Ebner (1899) signale brièvement le corps en question.

En 1900 j'en ai donné une description sommaire, complétée par les figures de la première partie de ce mémoire (REGAUD, 1901-9, Pl. III et IV).

Schœnfeld, chez le Taureau (1900, p. 83; 1901, p. 52), dans les spermatocytes après le synapsis, mentionne un corps intranucléaire aplati contre la membrane, et situé dans une petite loge spéciale ménagée par les anses chromatiques qui passent toujours à certaine distance de lui; il indique son homologie avec le corps lenticulaire de Lenhossék.

Benda (1906-1 et 2) n'a pas vu de corps de Lenhossék chez les Monotrèmes, et il n'est pas certain, dit-il, qu'il soit représenté chez les Marsupiaux.

Van Mollé (1907) a vu, chez l'Écureuil, des nucléoles spéciaux en relation avec les anses du filament chromatiques.

Duesberg (1908-1 et 2) dit fort peu de chose du corps en question. Il m'accuse — tout à fait à tort — de l'avoir confondu avec les nucléoles. Il ne mentionne pas la zone claire qui le sépare du peloton chromatique, et spécifie (à tort) qu'il n'a aucune relation avec le filament chromatique, ce qui, dit-il, le distinguerait du chromoplaste d'**Eisen**.

V. Winiwarter et Saintmont (1909, voir p. 234, 246, de leur mémoire, — *loc. cit.*, p. 322) ont décrit dans les oocytes du Chat un corps intranucléaire distinct du filament chromatique et différent du nucléole; ils le classent parmi les *hétérochromosomes* de **Gutherz**; ce corps est-il homologue au corps de Lenhossék des auxocytes du Rat? Ces auteurs, qui se sont posé cette question, ne la résolvent pas.

Telles sont les données existantes sur le corps de Lenhossék des Mammifères. J'ai pu me convaincre, par une incursion dans la littérature de la spermatogénèse des Invertébrés et des Vertébrés inférieurs qu'il existe dans les spermatocytes de ces animaux des formations analogues. Les *chromoplastes* décrits par **Eisen** (1900) puis par **Janssens** (1905) chez *Batrachoseps*

attenuatus, par **Janssens et Willems** (1907) chez *Alytes obstetricans*, etc., sont à rapprocher des corps de Lenhossék du Rat[1].

C. *Les nucléoles.*

Les nucléoles des auxocytes sont des corps régulièrement sphériques, toujours purement safranophiles, indépendants du filament chromatique et non au contact de la membrane nucléaire. Ces caractères les distinguent nettement des corps safranophiles dépendant du filament chromatique, que je viens d'étudier.

On n'en observe pas avant les stades 8_{II} ou 9_{II}[2]. A ce moment on voit exceptionnellement un petit nucléole au voisinage d'un corps de Lenhossék hématéiniphile. Dans les stades suivants, ils sont plus communs. Mais ils ne sont tout à fait évidents qu'aux stades 3_{III} et 4_{III}, d'une part à cause de leur grosseur, d'autre part à cause de la laxité du peloton chromatique à ces stades. Au stade 4, sur 82 auxocytes dont le noyau a paru être complètement dans la coupe, j'ai vu

59	noyaux avec	1	nucléole,	soit.....	72	p. 100
20	—	2	—	soit.....	24	—
3	—	3	—	soit.....	4	—

Au moment où la membrane nucléaire s'efface, il n'y a plus qu'un seul nucléole, dont le volume diminue rapidement, jusqu'à disparition totale.

La grosseur des nucléoles dans les derniers stades est assez variable; quand il n'y en a qu'un seul, il est notablement plus gros que lorsqu'il y en a deux ou trois.

Les nucléoles occupent une position quelconque, près de la surface du noyau. Fréquemment ils sont au voisinage d'un corps de Lenhossék hématéiniphile.

1. **Janssens et Willems** (1909) proposent de classer les nucléoles en *chromoplastes, nucléoles proprement dits* et *plasmosomes*. Dans le groupe des chromoplastes ils rangent tous les nucléoles prenant leur origine dans les chromosomes.

D'après cette définition toutes les pièces différenciées que j'ai décrites dans le noyau des auxocytes du Rat seraient des chromoplastes.

2. Ou plus exactement il ne m'a pas été possible de savoir si, parmi les nombreux corps différenciés du filament chromatique qu'on peut observer dans les jeunes auxocytes, il en est qui sont indépendants du filament et méritent le nom de nucléoles.

Leur origine me semble des plus évidentes : ce sont des parties du filament chromatique devenues d'abord safranophiles, puis ayant perdu toute connexion avec le filament et avec la membrane nucléaire. Les nucléoles sont un état final des corps safranophiles. Aux stades 1_{III} et 2_{III}, on assiste à la transformation des corps safranophiles en nucléoles, et on rencontre communément des pièces chromatiques qu'il est difficile de ranger dans l'une ou l'autre catégorie (fig. 101, 102). Au stade 4 (fig. 105, 106), il n'y a plus que des nucléoles. Je ne crois pas que toutes les pièces safranophiles deviennent simultanément des nucléoles, car le nombre des premières est plus élevé que celui des seconds; peut-être deviennent-elles successivement des nucléoles, qui disparaissent l'un après l'autre; ou bien encore des pièces safranophiles disparaissent peut-être sans perdre leur connexion avec le filament chromatique. Mais *tout nucléole des auxocytes du Rat a son origine dans une pièce safranophile primitivement reliée au filament, et doit être considéré comme la phase terminale d'une telle pièce.* Les étranglements qu'on observe souvent le long des pièces safranophiles semblent correspondre à la séparation imminente des nucléoles (fig. 99).

En somme, pendant la prophase des auxocytes, il semble se faire une formation et une disparition incessante de chromatine nucléolaire, aux dépens du filament chromatique commun.

Très visibles grâce à leur affinité énergique pour les matières colorantes, les nucléoles dans les derniers stades des auxocytes ont été vus depuis longtemps. **Ebner** (1899) dit que le gros nucléole unique, visible peu avant la disparition de la membrane nucléaire, renferme une vacuole. Je n'ai pas retrouvé ce détail. Je ne crois pas qu'il existe un nucléole à un stade aussi reculé que celui indiqué par **Duesberg** (1908-2, p. 18 et fig. 9). Cet auteur croit que le nucléole qui disparaît au moment de la métaphase des auxocytes devient le corps chromatoïde de la cellule d'Ebner (voir p. 373).

D. *La segmentation du filament chromatique et l'évolution des chromosomes jusqu'à la disparition de la membrane nucléaire.*

Pendant l'individualisation des chromosomes, il y a lieu de considérer : *a*) les changements morphologiques successifs des

éléments chromatiques[1], *b*) leurs changements de colorabilité[2], *c*) la grandeur et *d*) le nombre des chromosomes.

Changements morphologiques successifs des éléments chromatiques.

Le filament chromatique des auxocytes subit successivement : une fissuration longitudinale incomplète, une segmentation transversale.

La *fissuration longitudinale* est le premier phénomène en date. Elle débute pendant le stade 3_{III}, c'est-à-dire un peu avant le moment où la tête des spermies condensée va commencer à subir la métachromasie qui, d'hématéiniphile qu'elle était jusqu'alors, va la rendre safranophile. La fissuration se traduit d'abord par l'apparition de très petites fentes, le long du filament, de distance en distance; ces fentes s'agrandissent peu à peu et les deux moitiés du filament fissuré s'écartent notablement l'une de l'autre. Cela est très net au début du stade 4_{III}, où l'on voit les anses du filament formées, sur d'assez grandes longueurs, par deux filaments parallèles (Pl. XIV, fig. 111).

Malgré la grande difficulté de l'observation, je crois pouvoir affirmer, d'après mes préparations, que la segmentation transversale n'est pas commencée au moment où le filament est déjà nettement fissuré de distance en distance. C'est donc au cours du stade 4_{III} seulement que la segmentation transversale se produit. Les chromosomes s'individualisent les uns après les autres, irrégulièrement (Pl. XIV, fig. 112); parfois le filament reste insegmenté sur des longueurs correspondant au moins à deux chromosomes, tandis que sur d'autres points les chromosomes séparés restent souvent plus ou moins longtemps dans le prolongement l'un de l'autre.

Chronologie de la fissuration et de la segmentation. — Les premières observations détaillées et précises sur la formation des chromosomes des auxocytes, chez les Mammifères sont dues à **Hermann** (1889-1, p. 76). Cet

1. Je traiterai dans un paragraphe spécial (chap. VIII, § V, p. 421) les questions de bibliographie et de critique relatives à la morphologie des chromosomes.
2. Voir plus loin, p. 364.

auteur a vu, chez la Souris, la fissuration longitudinale du filament chromatique précéder la segmentation transversale. Ce point de l'histoire des chromosomes a été ultérieurement jugé en sens opposés.

Moore (1894, p. 443) exprime au sujet de la fissuration et de la segmentation des idées singulières et confuses. Les fibres (anses) du filament, dit-il, montrent une disposition à s'arranger parallèlement l'une à l'autre; il pense que cet arrangement exprime une division potentielle des chromosomes, mais qu'on ne doit pas le considérer comme signifiant la fissuration de baguettes solides (?) « La formation des boucles chromatiques résulte probablement de la soudure, sur des points déterminés, du double fil irrégulier préformé. » Cette opinion de **Moore** évoque assez nettement l'idée d'un accolement longitudinal des filaments chromatiques.

Lenhossék (1898, p. 255 et suiv.) et **v. Ebner** (1899, p. 432) disent que, chez le Rat, la segmentation transversale précède la fissuration [1].

Schœnfeld (1901) au contraire dit que, chez le Taureau, la fissuration longitudinale précède nettement la segmentation.

Benda (1906-1, p. 426) a trouvé chez les Monotrèmes, que la segmentation transversale précède la fissuration longitudinale particulièrement tardive.

Pour **Duesberg** (1908-2, p. 26), chez le Rat, la fissuration précède la segmentation transversale. La fissuration se produit seulement par places; elle est interrompue aux points de soudure des « chromosomes primaires ». Survient ensuite la segmentation, qui se ferait en deux temps : d'abord de deux en deux « chromosomes primaires », constituant ainsi des figures en forme de ∞ (qui correspondent chacune à deux « chromosomes primaires »); ensuite décomposant ces chromosomes doubles en « chromosomes primaires » qui se séparent et ont la forme de boucles simples, les unes complètement fermées (anneaux) les autres ouvertes à une de leurs extrémités (voir plus loin, Fig. 35, p. 407).

Je n'admets pas comme exacte la conception de deux segmentations transversales décrite par **Duesberg**, ni les conséquences qui en découleraient au point de vue de l'explication de la forme des chromosomes (voir plus loin chap. VIII, § V, p. 406). Mais je partage son opinion (qui n'est autre que celle d'**Hermann**) sur ce point, à savoir que la fissuration précède la segmentation, *chez le Rat*.

Il est d'ailleurs possible que cette chronologie soit différente selon les animaux.

Les chromosomes ainsi constitués sont formés de deux branches toujours soudées à l'une de leurs extrémités, souvent aux deux (chromosomes annulaires, fig. 26). Rarement les

1. **Lenhossék** (1898, p. 255) ne s'exprime pas sur ce sujet d'une façon décisive, à cause de la difficulté d'observation. Il lui a paru plus vraisemblable que la segmentation précède la fissuration. Il fait remarquer avec raison que ces opérations s'accomplissent successivement dans les divers points du filament chromatique, et que la segmentation et la fissuration peuvent être simultanément en train de se faire dans le même noyau, en divers points du filament.

deux branches restent parallèles (ou plus exactement : non entre-croisées). Le plus souvent ce sont des figures en forme de 8, dont une des boucles est toujours fermée tandis que l'autre l'est ou ne l'est pas, selon les cas. Lorsque l'une des boucles seule est fermée, c'est presque toujours la plus grande. On peut concevoir que ces figures en 8 résultent : soit de la soudure primitive et persistante de la partie moyenne des deux branches du chromosome, soit de leur entre-croisement secondaire. L'observation d'éléments aussi fins que ceux-là ne permet pas de décider avec une absolue certitude entre ces deux possibilités ; mais je suis convaincu qu'il s'effectue une torsion des branches primitivement indépendantes. Cette opinion est fondée sur des motifs que j'énumérerai plus loin (chap. VIII, § V, p. 406). Quoi qu'il en soit, les deux boucles de la figure sont tantôt symétriques et égales, tantôt plus ou moins dissymétriques et inégales. Lorsque les deux branches sont libres à une de leurs extrémités, l'entre-croisement (ou la soudure) porte généralement sur un point voisin de celles-ci ; il se forme ainsi des figures comparables à la lettre Q. Les branches des chromosomes sont d'abord hérissées de nombreuses saillies

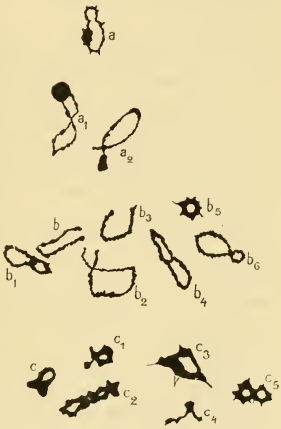


Fig. 26. — Chromosomes d'auxocytes, avant la disparition de la membrane nucléaire, à trois moments successifs (*a*, *b*, *c*).

Fixation par le mélange de Tellyesoiczky. Coloration par l'hématoxyline ferrique. Tous ces chromosomes étaient dans la même préparation, et voisins les uns des autres.

Grossissement : env. 2 600.

anguleuses. Sur leur trajet ou à leurs extrémités, elles paraissent souvent en contact avec des masses de chromatine plus ou moins volumineuses; dans certains cas il s'agit d'objets optiquement superposés, mais parfois la partie épaisse et le chromosome paraissent véritablement faire corps ensemble (fig. 26, p. 335, a, a_1, a_2).

Dans le courant du stade 4_{III}, les chromosomes modifient peu à peu leur forme. Les branches s'épaississent et se raccourcissent; l'espace que circonscrivent les boucles fermées se rétrécit; ainsi se forment des anneaux à lumière de plus en plus étroite et à bord de plus en plus épais : anneaux doubles accolés, ou anneaux simples munis de prolongements plus ou moins trapus, selon la forme originelle du chromosome (fig. 26, séries b et c). Très fréquemment les chromosomes ainsi épaissis paraissent massifs, c'est-à-dire sans trace d'orifice annulaire; mais il est fort possible que cette compacité ne soit dans beaucoup de cas qu'apparente et que l'orifice soit caché par l'orientation des bords épaissis par rapport à l'œil de l'observateur. En même temps la surface des chromosomes devient de moins en moins rugueuse et les filaments de linine qui les unissaient s'atténuent puis disparaissent.

L'épaississement des chromosomes est tel (comparer les deux séries de figures : d'une part 112, 114, 118, d'autre part 113, 115 à 117, Pl. XIV) que le raccourcissement de leurs branches ne me paraît pas suffisant pour l'expliquer. Je pense qu'il y a, en outre, une augmentation de la *masse* de la chromatine, ou simplement (et plus vraisemblablement) une augmentation rapide de son *volume* dans les derniers moments qui précèdent l'effacement de la membrane nucléaire [1].

Ainsi que Lenhossék (1898, p. 257) le fait remarquer avec raison, les changements successifs de forme que montrent les chromosomes n'ont pas lieu simultanément pour tous ceux-ci; les chromosomes évoluent jusqu'à un certain point indépen-

1. De même, après l'anaphase, il y a une diminution rapide de la masse ou du volume de la chromatine.

On conçoit que des variations de volume des pièces chromatiques puissent résulter de changements rapides dans leur constitution physique ou chimique.

damment les uns des autres; dans le même noyau on peut donc trouver des chromosomes plus ou moins avancés dans leur évolution (fig. 26, p. 335, *b* et b_6).

Tout à fait à la fin du stade 4_{III}, au moment où la membrane nucléaire va s'effacer, les chromosomes sont répartis contre la surface interne de celle-ci, le plus souvent à distance à peu près égale les uns des autres, parfois cependant accolés deux à deux. Dans ceux qui se présentent de face, on voit encore un très petit trou. Leur forme est tout à fait irrégulière, avec des bosselures plus ou moins arrondies.

La forme des chromosomes est, comme on peut le voir par les dessins de la Planche XIV, très variable. Ces variations sont en partie *réelles* et dues à des déformations actives ou passives de ces éléments; mais elles sont en partie aussi seulement *apparentes*, et explicables par les diverses incidences sous lesquelles les chromosomes sont vus par l'observateur (voir chap. VIII, § V, p. 405).

Il est d'ores et déjà tout à fait évident que ces chromosomes sont des corps mous, très plastiques, n'ayant dans leur forme aucun plan de symétrie; leur mollesse et leur plasticité — à en juger par les changements de forme qu'ils subissent et par le caractère de plus en plus lisse de leur surface — vont en augmentant à mesure qu'on se rapproche de la métaphase : j'attache à ces caractères une importance considérable au point de vue du jugement à porter sur les théories particulaires de l'hérédité.

Nombre et dimensions des chromosomes.

C'est au moment où les chromosomes sont dispersés à la surface de la membrane nucléaire qu'il est le plus facile de comparer leur formes et leurs dimensions, et de déterminer leur nombre.

En ce qui concerne leurs dimensions, il est tout à fait évident que ces éléments sont très inégaux. Un coup d'œil jeté sur la figure 26 (p. 335) et sur les figures 112 à 221 de la Planche XIV démontre que l'inégalité de volume des chromosomes dépasse de beaucoup, dans les cas extrêmes, la proportion du simple au

double. Il y a en outre, dans presque tous les noyaux des *fragments de chromatine libres* (fig. 27, B), plus ou moins nombreux, généralement voisins des chromosomes; je me suis assuré, en examinant des noyaux entiers (non sectionnés) que ces fragments ne sont pas artificiels.

Lenhossék (1898, p. 259) signale des fragments de chromatine, au stade qui précède la disparition de la membrane nucléaire. Peut-être, dit-il, ces fragments donnent-ils naissance plus tard aux corpuscules du fuseau central.

Duesberg (1898-2, p. 39) admet de minimes variations dans les dimen-

Fig. 27. — Deux noyaux entiers d'auxocytes, peu avant la disparition de la membrane nucléaire. Esquisse des chromosomes. Grossissement : env. 2600.

sions des chromosomes, aux deux mitoses spermatocytaire et préspermatidaire.

Ces variations de grosseur m'ont paru plus importantes que ne le dit ce dernier auteur.

On trouverait, dans la littérature relative à la spermatogénèse des Vertébrés inférieurs et des Invertébrés, de nombreux faits semblables. (Voir aussi chap. VIII, § V, p. 422).

Pour compter les chromosomes, j'ai choisi des préparations très épaisses, afin qu'un certain nombre de noyaux d'auxocytes en imminence de mitose (ces noyaux ont un diamètre moyen de 12 à 14 μ) soient compris en entier entre les deux surfaces de la coupe; dans ces préparations, les chromosomes étaient intensément et très électivement colorés par l'hématoxyline ferrique. Les noyaux choisis ont été projetés à la chambre claire et les chromosomes, soigneusement dessinés, plan par plan. Ainsi qu'on peut s'en rendre compte par les figures ci-jointes (fig. 27) et les figures 114 et suivantes de la Planche XIV, les principales difficultés de la numération résultent de l'accole-

ment, de la superposition et de l'apparence de segmentation (causée par le reploiement) des pièces chromatiques; les nucléoles peuvent être le plus souvent distingués des chromosomes. Dans ces conditions, il ne m'a pas été possible d'arriver à un chiffre fixe et certain; j'estime le nombre des chromosomes à une douzaine, et rien ne permet en fait d'affirmer que ce nombre est invariable.

Le nombre des chromosomes des auxocytes du Rat est donc certainement beaucoup diminué par rapport au nombre des chromosomes des spermatogonies (dans ces dernières cellules il y en a de 20 à 30). La réduction peut être estimée, dans ce cas particulier, à la moitié environ du nombre primitif; mais étant donné les difficultés d'observation, on pourrait admettre, par extension au Rat des faits observés dans la spermatogénèse et l'oogénèse de très nombreuses espèces appartenant aux groupes les plus divers, que la réduction numérique est exactement de moitié : cette précision, je le répète, ne résulte pas des faits observables dans ce cas particulier.

Données antérieures sur le nombre des chromosomes.

Le nombre des chromosomes pouvant être différent pour les diverses espèces et étant réputé constant pour chacune d'elles, il y a lieu d'examiner successivement les données relatives à des animaux divers et celles qui sont relatives au Rat.

Chez la *Souris*, **Hermann** (1889-1, p. 79) a trouvé 16 chromosomes dans les auxocytes. **Loukjanow** (1898) en compte 12[1]. **Moore et G. Arnold** (1905, p. 568) en trouvent 12 (24 dans les mitoses somatiques).

Chez le *Cobaye*, **Moore et Walker** (1906) trouvent 32 chromosomes dans les spermatogonies et les cellules somatiques (divisions prémaïotiques), et 16 dans les auxocytes.

Chez le *Taureau*, **Schœnfeld** (1900, p. 85) a compté plus de 16 et moins de 24 chromosomes dans les spermatogonies, 12 chromosomes dans les spermatocytes.

Chez *Phalangista* et *Perameles* (Marsupiaux). **Benda** (1906-2, p. 447) a trouvé 8 chromosomes seulement dans les auxocytes.

1. La manière dont **Loukjanow** conçoit la réduction *numérique* des chromosomes est en désaccord avec l'unanimité des recherches plus récentes. Pour cet auteur, la réduction aurait lieu pendant la dernière karyokinèse, à la télophase de laquelle on ne compterait plus que 6 chromosomes, au lieu de 12 à la télophase de l'avant-dernière. Or on sait aujourd'hui avec certitude que la diminution du nombre des chromosomes est déjà faite à la fin de la prophase des spermatocytes, et que le nombre des chromosomes ne change pas de l'une à l'autre des deux dernières karyokinèses.

Chez l'*Écureuil*, **van Mollé** (1907, p. 269) a trouvé dans les cinèses de spermatogonies (cinèses somatiques! dit l'auteur) plus de 24, et dans les cinèses d'auxocytes, des chiffres se rapprochant de 16 chromosomes.

A propos du *Rat*, nous disposons d'assez nombreuses données, qu'il est intéressant de comparer.

Moore, en 1893 (p. 684) et en 1894, trouve 16 chromosomes dans les mitoses de spermatogonies, et 8 chromosomes à la fin de la prophase des spermatocytes. Le même auteur, en collaboration avec **G. Arnold** trouve, en 1905, que les spermatogonies contiennent 32 chromosomes (chromosomes présynaptiques), et les spermatocytes 16 chromosomes (bivalents, ou gemini)[1]!

Lenhossék (1898, p. 258) fait remarquer les difficultés de la numération. Après avoir admis pendant quelque temps le nombre 8, il adopte finalement le nombre 12, tout en faisant remarquer qu'il n'est pas du tout certain.

V. Ebner (1899, p. 433) a compté en général 8 chromosomes annulaires à la fin de la prophase des auxocytes et dans la plaque équatoriale. Mais (p. 436) dans les stades ultérieurs, la numération donne des chiffres qui varient de 8 à 32, ce qui s'explique, dit-il, par l'absence de simultanéité dans le dédoublement métaphasique des chromosomes, par la probabilité de leur subdivision anaphasique, et, outre cela, par diverses causes d'erreur.

Duesberg (1908-2, p. 39) ne peut donner d'indications définitives au sujet du nombre des chromosomes. Ce nombre est certainement beaucoup plus élevé dans les divisions des spermatogonies que dans celles des spermatocytes. Aucune observation ne plaidant contre cette manière de voir, il lui paraît justifié de conclure par analogie avec d'autres espèces que le nombre des chromosomes est réduit de moitié dans les spermatocytes du Rat : « Considérant, dit-il, que le nombre des chromosomes est presque toujours un multiple de quatre, c'est le nombre 12 (pour les spermatocytes) qui me paraît le plus vraisemblable. »

En résumé, *on ne possède aucune donnée certaine sur le nombre absolu des chromosomes dans la lignée spermatique des Mammifères*; ce nombre paraît réduit de moitié (environ) dans les spermatocytes; j'ajoute par anticipation qu'il a semblé, à la plupart des auteurs, égal dans les spermatocytes et les préspermatides.

2.

Le protoplasma commun et les mitochondries.

Le corps protoplasmique des auxocytes paraît sensiblement homogène lorsque ces cellules sont jeunes (stade 7_{II} à 12_{II}). Plus

1. Moore (J. E. S.) et Arnold (G.), On the existence of permanent forms among the chromosomes of the first maiotic division in certain animals. *Proc. roy. Soc. London*, vol. 77, Ser. B., p. 563.

tard il devient de plus en plus granuleux, dans les préparations traitées par les procédés habituels de fixation et de coloration[1]. Les granulations protoplasmiques, à contours flous, me paraissent correspondre aux mitochondries gonflées par le fixateur et vaguement colorées par les colorants plasmatiques. Je considère donc le corps protoplasmique des auxocytes comme formé d'une subtance homogène, correspondant au *protoplasma commun* et contenant des *mitochondries*.

Mitochondries des auxocytes.

Technique. — Les procédés I et II (voir p. 292) ne colorent aucune mitochondrie dans les auxocytes; les procédés III et IV les colorent très bien. De cela je conclus que ces mitochondries sont défavorablement traitées par l'acide acétique (résultat négatif du procédé I); qu'elles exigent le mordançage chromique préalablement au passage des pièces dans l'alcool (résultat négatif du procédé II).

On peut obtenir aussi ces mitochondries — comme celles des spermies — en fixant par les vapeurs osmiques un frottis de testicules et en colorant ensuite ce frottis par l'hématoxyline ferrique; mais ce procédé n'est pas recommandable.

Description et variations. — Les mitochondries des auxocytes se présentent sous la forme de grains ou de vésicules très fins, toujours moins gros que les formations similaires du syncytium (dans les fig. 134 et 150, Pl. XV, les gros grains *m* représentés à côté des auxocytes sont des mitochondries du syncytium dessinées au même grossissement), et même devenant notablement plus petits vers la fin de l'évolution des auxocytes,

1. **Schœnfeld** (1901, p. 61 et Pl. II, fig. 17, 20 α, 21, 24) représente le protoplasma des auxocytes du Taureau avec une structure grossièrement spongieuse. Je pense qu'il s'agit là d'altérations produites par une fixation défectueuse. Je n'ai jamais observé la moindre vacuole dans le protoplasma des auxocytes du Rat.

Duesberg (1908-1 et 2) décrit et figure (Pl. X, fig. 12, 17 et 19) dans les auxocytes du Rat un protoplasma tantôt vaguement fibrillaire et granuleux, tantôt plus ou moins homogène, selon qu'on considère la zone moyenne ou la zone superficielle des pièces fixées par les mélanges de Flemming et d'Hermann. Évidemment l'aspect du protoplasma dépend en grande partie de l'action des fixateurs. Mais je n'ai jamais observé dans ces auxocytes de structure fibrillaire, même vague.

qu'ils n'étaient au début. Les mitochondries des auxocytes sont assez souvent bacilliformes ou un peu irrégulières. Elles ne forment pas de chondriomites.

Ces mitochondries sont visibles aussitôt après la naissance des auxocytes, comme des grains disposés de distance en distance au contact du noyau, en couronne autour de lui. Aux stades 10 et suivants (fig. 68, Pl. XII et fig. 129, Pl. XV) le noyau retient souvent très énergiquement l'hématoxyline.

Au cours de la longue évolution des auxocytes, les mitochondries augmentent peu à peu de nombre en même temps qu'elles deviennent plus fines. Au stade 7n, elles ne forment encore que des amas discontinus autour du noyau (fig. 130 et 131, Pl. XV). Plus tard, leur nombre s'étant accru, elles forment autour du noyau des croissants de plus en plus enveloppants (en coupe optique). Plus tard encore (stade 1m) elles enveloppent le noyau d'un manteau complet (fig. 68 et 69, Pl. XII, 132 et 133, Pl. XV). Lorsque, pour prendre place dans l'épithélium, les auxocytes devenus très gros s'allongent radiairement, les mitochondries forment aux deux extrémités du corps cellulaire des amas importants. L'idiozome, visible comme une tache claire dépourvue de mitochondries, est ordinairement situé au centre d'un de ces amas (fig. 133). Dans les stades qui précèdent la karyokinèse, les mitochondries ne subissent pas de changement notable.

Pendant la métaphase (fig. 134), les mitochondries se répartissent uniformément dans le corps cellulaire. Sans présenter aucun phénomène particulier, elles passent ensuite dans les cellules filles. Dans les auxocytes en état de karyokinèse proprement dite, le procédé de coloration chrome-hémalun-safranine met en évidence des grains assez volumineux colorés en rouge par la safranine; de tels grains sont d'ailleurs communs et ont été maintes fois signalés pendant la mitose : je pense que ces grains safranophiles correspondent aux mitochondries qui ont acquis à ce moment une composition et donnent une réaction spéciale (Pl. XIV, fig. 123; Pl. XV, fig. 135).

Il n'y a jamais d'enclaves lipoïdes dans les auxocytes du Rat.

Les mitochondries des auxocytes ont été d'abord sommairement décrites par **Benda** (1899, 1903 p. 763), puis plus en détail par **Duesberg** (1907, 1908-2). Leur chromaticité particulière (par rapport aux mitochondries du syncytium et des spermies) a complètement échappé à ces auteurs. **Duesberg** a bien vu que pendant la mitose les granulations mitochondriales se répartissent uniformément dans le corps cellulaire; il soutient (1908-2, p. 29) que les grosses granulations (colorables par l'hématoxyline ferrique ou la safranine après les fixations ordinaires visibles à ce moment dans le protoplasma ne sont pas des mitochondries : elles seraient des précipités.

3.

L'idiozome (ou idiosome).

L'idiozome[1] est un corps situé dans le cytoplasma, au voisinage immédiat du noyau, en rapport avec les corpuscules cen-

1. *Terminologie et définition.* — L'expression d'*idiosome*, en réalité *idiozome* (de : ἴδιος, particulier; ζῶμα, ceinture, cuirasse, enveloppe), a été introduite par **Meves** (1897, Zelltheilung. *Ergebn. der Anat. und Entwickl.* Vol. 6) pour désigner le corps, un peu différent des « sphères attractives » d'autres cellules, qui nous occupe dans les spermatocytes et les spermatides, cela parce qu'il enveloppe les corpuscules centraux. Ce motif de terminologie étant inexact, du moins dans le cas des spermatides où l'idiozome et les corpuscules centraux sont complètement distincts, le nom ne semble pas parfaitement choisi. Peut-être le serait-il mieux, quoique de signification plus vague, si l'auteur l'avait fait dériver de σῶμα, corps, et si on l'écrivait (comme on le fait quelquefois) *idiosome*.

A ce corps, diverses dénominations avaient été appliquées. Pour ne parler que de ce qui a trait aux Mammifères, d'anciens auteurs l'ont appelé « corpuscule accessoire » [**Renson**, 1882], ou Nebenkern [**Hermann**, 1889-1]; **Benda** (1891) lui donna le nom d'*archiplasma*, l'assimilant à l'*archoplasma* de **Boveri** (1888-1890, Zellenstudien); beaucoup d'auteurs, à la suite de **Niessing** (1896-1 et 2) et de **Lenhossèk** (1898), l'ont qualifié de *sphère* ou *sphère archiplasmique*, etc.

L'expression de *Nebenkern* est tombée en désuétude. Elle avait été introduite par **Bütschli** (1871) et acceptée par **La Valette St-Georges** (1874) pour désigner une formation (*Nebenkörper*, **La Valette Saint-Georges**, 1867) en rapport avec le développement du filament caudal dans les spermatides des Insectes. Plus tard ce nom servit à désigner d'autres formations n'ayant rien de commun, soit dans les cellules séminales (résidu du fuseau, corps chromatoïdes, corps répondant au futur idiozome de **Meves**, etc.), soit dans diverses cellules glandulaires (ex. *Nebenkern* des cellules pancréatiques). **Meves** (1900) montra que, dans leur acception primitive, les mots *Nebenkörper* et *Nebenkern* désignaient des *corps de nature mitochondriale* et il proposa de les remplacer par l'expression *corps mitochondrial* (*Mitochondrienkörper*).

Les travaux de **Rawitz** (1896), **v. Erlanger** (1897), **Meves** (1897, cité plus haut), **Lenhossèk** (1898, p. 240-243) ont montré que le corps en question dans les spermatocytes est différent de la *sphère attractive* de **van Beneden** (1883) et de l'*archoplasma* de **Boveri**.

On sait maintenant que l'idiozome n'a rien de commun avec le résidu du fuseau (*Spindelresttörper*, **Meves**) avec lequel beaucoup d'auteurs l'avaient confondu, notamment **Moore** (1893, 1894) chez les Mammifères.

Voir à ce sujet : **Lenhossèk**, 1898, et **A. Prenant**, Sur le protoplasma supérieur, etc. *Journ. de l'Anat.*, 1898-1899.

traux; la plupart de ses caractères le rapprochent du protoplasma commun, dont il diffère cependant par sa compacité, sa forme définie et son contour parfaitement limité, enfin par quelques réactions microchimiques particulières

Ce corps atteint son développement maximum aux stades 2_{III} à 4_{III}, auxquels il convient d'abord de l'étudier. C'est à ce moment un corps sensiblement sphérique[1], situé le plus souvent dans la partie de l'auxocyte tournée vers le centre du tube séminal, plus ou moins rapproché du noyau, parfois exactement tangent à celui-ci. Son diamètre est compris entre 2 μ et 2 μ 1/2 (dans les préparations fixées par le mélange de Tellyesniczky).

Dans les préparations colorées par l'hémalun-safranine, il est peu visible, à peine teinté par l'hémalun. Dans les préparations à l'hémalun-éosine, l'éosine le colore en rose, parfois avec élection par rapport au protoplasma commun. Dans les préparations colorées par la fuchsine-indigo-acide picrique, il est coloré en bleu verdâtre, intensément. Il est possible de le colorer en gris foncé ou même en noir par l'hématoxyline au fer, dans des coupes provenant de pièces chromées, à la condition de soumettre les coupes à un mordançage énergique et prolongé par l'alun de fer. Dans ce dernier cas, l'idiozome apparaît parfois avec une structure hétérogène; il montre des grains, des bâtonnets, des corpuscules irréguliers plus intensément colorés surtout à sa périphérie; — mais rien n'est moins certain que la préexistence de ces corpuscules, qui sont peut-être produits par le traitement auquel a été soumise la préparation. On peut colorer l'idiozome intensément par le chlorure d'or (**Brown**, 1885)[2].

1. Chez les Monotrèmes, d'après **Benda** (1906-1, p. 426) l'idiozome est très gros et lobulé, comme chez certains Anamniotes.

2. C. **Niessing** (1896-2) a décrit à l'idiozome des auxocytes, chez le Cobaye principalement, une structure compliquée : ce corps se composerait d'un centre clair et d'une périphérie plus colorée (par l'hématoxyline ferrique); dans le centre clair il y aurait un « groupe de corpuscules centraux », habituellement de 1 à 3. De ce groupe partiraient des stries radiaires qui débordent la sphère archoplasmique et se perdent dans le protoplasma ambiant, etc. Le même auteur figure, dans un spermatocyte du Rat, une structure analogue.

Lenhossék (1898) n'a pas confirmé ces données de **Niessing**, du moins chez le Rat. Toutefois il décrit à la « sphère » deux zones, l'une superficielle plus colorable, l'autre centrale plus claire.

Duesberg (1897) a trouvé que la méthode de Benda (pour les mitochondries)

Dans les préparations où j'ai obtenu par l'hématoxyline ferrique, à la suite de mordançages intenses, la coloration noire de l'idiozome, les mitochondries étaient aussi colorées ; la chromatine, dans toutes ses parties était absolument décolorée. Ce résultat laisse supposer une constitution chimique particulière du protoplasma de l'idiozome, distincte de celle des mitochon-

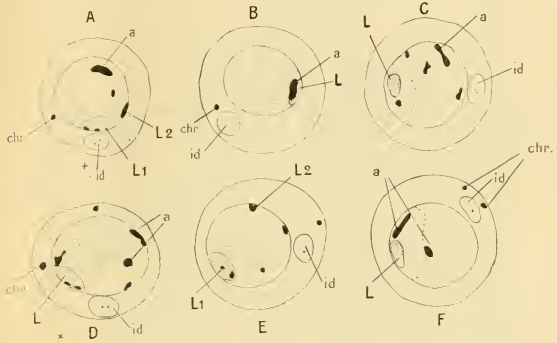


Fig. 28. — Auxocytes au stade 8_1, pour montrer la situation respective du corps de Lenhossék, du peloton chromatique tassé, de l'idiozome et des corps chromatoïdes (esquisse).

L. Corps de Lenhossék. Dans les auxocytes A et B il y en a deux. Autour de chaque corps, un trait pointillé marque artificiellement la limite qui existait entre l'auréole claire (entourant le corps) et le filament chromatique tassé non représenté. Le filament tassé occupant toute la partie du noyau opposée au corps de Lenhossék.

a, parties différenciées du filament chromatique; ces corps, tous représentés en place, n'ont pas tous été désignés ; ils sont de grosseur variable. — *id*, idiozome, logeant les corpuscules centraux ; — *chr*, corps chromatoïdes.

Pour les auxocytes A et D, le signe (+) indique la direction du centre du tube séminal. Pour les auxocytes B, C, E, F, le centre du tube était sous le plan de la coupe.

Fixation par le mélange de Tellyesniczky (fort mordançage chromique); coloration par l'hématoxyline ferrique. — Grossissement : environ 1 300.

Il est évident qu'il n'y a aucune orientation, aucun rapport topographique déterminés entre le centre du tube, les corps intracytoplasmiques (corps chromatoïdes, idiozome) et les parties intranucléaires (corps de Lenhossék, hémisphère nucléaire où le filament est tassé).

dries quoique ayant avec celle-ci une ou plusieurs réactions communes.

colore intensément une sorte d'écorce à l'idiozome des auxocytes du Rat. L'hématoxyline ferrique met en évidence, dans la couche corticale, des grains et des bâtonnets.

Chez le Taureau, **Schœnfeld** (1901) a décrit une couche palléale fibrillaire autour de l'idiozome des spermatocytes.

Quoique nettement limité, l'idiozome n'est jamais séparé du protoplasma commun, ni par une membrane, ni par un espace résultant artificiellement de la rétraction de celui-ci.

Lorsqu'on a coloré les mitochondries par les méthodes qui les mettent électivement en évidence (Pl. XII, fig. 69 et Pl. XV,

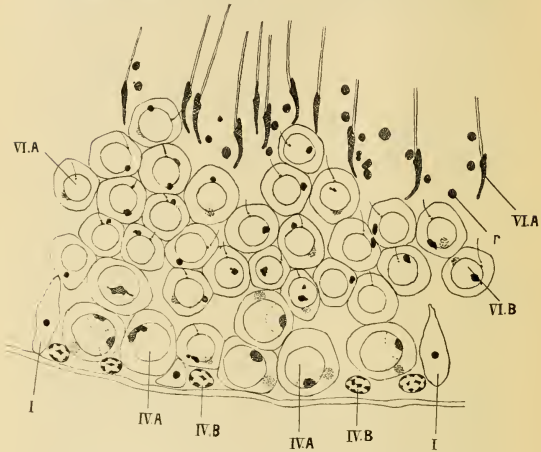


Fig. 29. — Coupe d'épithélium séminal du Rat (esquisse). Stade II_{II}.
Fixation par le mélange de Tellyesniczky. Coloration par l'hématoxyline ferrique.
I. Noyaux de Sertoli. — IV. A. Auxocytes, ancienne génération. — IV. B. Auxocytes, nouvelle génération. — VI. A. Spermies, ancienne géénération (spermatozoïdes). — VI. B. Spermies, nouvelle génération (spermatides). — *r*. Corps résiduels.
Dans les gros auxocytes, l'idiozome est en pointillé; le corps de Lenhossék est en quadrillé et la limite de l'auréole qui l'entoure est marquée en pointillé.
Il est facile de voir qu'il n'y a aucune relation de position constante entre l'idiozome et le corps de Lenhossék.
Le gros auxocyte situé le plus à gauche possède deux corps de Lenhossék égaux et entourés chacun d'une auréole égale.
Grossissement : environ 140.

fig. 133), il est aisé de reconnaître que l'idiozome ne contient pas de substance mitochondriale. Il reste en effet comme une tache ronde, parfaitement incolore, au milieu de l'amas des granulations mitochondriales qui viennent à son contact. A mon

avis, les mitochondries ne sont pas ordonnées par rapport à l'idiozome; il est vrai qu'elles l'entourent, mais ce fait ne peut être considéré comme une preuve de relations génétiques entre ces deux formations, car elles entourent de même le noyau et elles forment aussi, au pôle du noyau opposé à l'idiozome, un amas tout aussi important que celui au sein duquel est ce dernier.

Il n'y a aucun rapport constant de situation entre l'idiozome et les corps chromatoïdes intracytoplasmiques; il n'y en a pas davantage entre l'idiozome et les diverses parties du noyau : corps de Lenhossék, corps différenciés du filament chromatique, hémisphère nucléaire correspondant au filament chromatique tassé (texte, fig. 28, 29, 30). L'idiozome, à en juger seulement parce qu'on peut observer chez le Rat, ne paraît jouer aucun rôle directeur ou orientateur par rapport aux phénomènes compliqués dont la chromatine nucléaire est le support. Chez d'autres animaux, il semble en être autrement.

Toutefois la situation de l'idiozome, pendant les derniers stades de l'évolution des auxocytes, n'est pas quelconque. Voici en effet la statistique (rapportée à 100 cellules) des positions de ce corps aux stades 12_{II} et 4_{III} (ce dernier, comme on sait, précédant immédiatement la métaphase).

	STADE 12_{II}.	
Idiozome	Plus rapproché du centre du tube séminal.....	35 p. 100
	— de la paroi —	26 —
	Occupant une position intermédiaire.....	39 —
	STADE 4_{III}.	
	Plus rapproché du centre du tube.....	88 p. 100
	— de la paroi —	12 —

Donc entre les deux stades 12_{II} et 4_{III} l'idiozome se déplace pour se porter dans la plupart des cas au pôle du noyau tourné vers le centre du tube, exceptionnellement au pôle du noyau tourné vers la périphérie. Pendant ce temps la forme du corps cellulaire a changé : arrondi au stade 12_{II}, il est devenu allongé dans le sens radiaire, au stade 4_{III}. Peut-être le déplacement de l'idiozome est-il la conséquence principalement du

changement de forme de l'auxocyte : changement lui-même passif et explicable par l'augmentation de volume des corps cellulaires contigus, la fasciculation progressive des spermies, et la nécessité pour les auxocytes de s'adapter à l'espace laissé disponible.

Il existe un rapport très remarquable entre l'idiozome et les corpuscules centraux : aux stades 1 à 4_{III} (texte, fig. 30, Pl. XIV, fig. 109-112), ceux-ci sont toujours situés à la surface et au voisinage immédiat de l'idiozome. Aux stades antérieurs (texte, fig. 28), ils sont situés dans son intérieur.

L'idiozome se constitue peu à peu dans les auxocytes. Ce n'est qu'au stade 7_{II} que j'ai pu constater sa présence comme un corps sphérique bien limité; dans les stades précédents, il est très difficile à distinguer et il m'a semblé, quand j'ai réussi à l'observer, qu'il constitue seulement un épaississement du protoplasma, sans contour précis, au voisinage du noyau[1]. Dans les préparations où l'on a réussi à le colorer intensément par l'hématoxyline ferrique, il n'apparaît tel qu'aux stades 8 ou 9_{II}, sous forme d'un amas de grains noirs; ce n'est qu'au stade 12_{II} qu'il forme un corps compact et uniformément coloré; au stade 4_{III}, il redevient hétérogène et grenu.

J'aurai plus loin (p. 365) l'occasion d'indiquer le sort de l'idiozome pendant la karyokinèse.

On ne sait rien de certain sur la signification et le rôle de l'idiozome des auxocytes. Toutefois il est important de remarquer que, par tous ses caractères morphologiques, ce corps s'identifie à l'idiozome des spermies. Avec **Lenhossék** (1898,

1. **Lenhossék** (1898, p. 240, et Pl. XIII, fig. 6) a décrit et figuré un idiozome logeant deux corpuscules centraux, dans une spermatogonie croûtelleuse du Rat; ni **Duesberg** (1908-2), ni moi-même n'avons réussi à retrouver ce détail. D'après **Lenhossék**, l'idiozome serait déjà bien développé dans les spermatogonies, chez le Chat.

Lenhossék et **Duesberg** ont trouvé l'idiozome à un stade plus précoce que celui auquel j'ai pu le voir nettement, ce qui tient sans doute à ce qu'ils ont réussi à le colorer plus électivement que moi, par rapport au protoplasma commun. **Lenhossék** (fig. 4 et 5) le représente comme un corps lenticulaire au voisinage du noyau, dans des auxocytes correspondant à mes stades 4 et 5_{II}.

Schœnfeld (1901), chez le Taureau, a vu l'idiozome dans les spermatocytes dès leur naissance. Ce corps présente deux aspects successifs. Jusqu'à la fin du synapsis, c'est une masse mal délimitée, granuleuse, appliquée comme une lunule à la surface du noyau. A partir de la fin du synapsis, c'est un corps ovoïde, nettement limité.

p. 243) je pense que l'apparition de l'idiozome dans les auxocytes doit être considérée comme l'indice de sa formation précoce et lente (en raison de son importance future) dans une génération de cellules précédant celle dans laquelle il sera utilisé[1].

L'idiozome a fait, de la part de **Lenhossék** (1898, p. 234-247), qui lui conserve le nom de « sphère », l'objet d'une étude très complète. N'ayant à peu près rien à y changer et à y ajouter, j'y renvoie le lecteur, qui trouvera dans ce travail un exposé historique et critique des données antérieures de **Renson** (1882), **Brown** (1885), **Hermann** (1889-1), **Benda** (1891) et **Niessing** (1896-1 et 2).

Moore (1893, p. 684; 1894, p. 137, 141) a distingué dans les spermatocytes du Rat : un *Nebenkern* proprement dit (correspondant à l'idiozome), et un *lesser* (plus petit) *Nebenkern*, directement en contact avec le noyau, en un point quelconque de ce dernier, et n'ayant aucun rapport avec les centrosomes. Ce « lesser Nebenkern » n'a jamais été retrouvé.

4.

Les corpuscules centraux.

Les corpuscules centraux de l'auxocyte sont représentés par une paire de grains extrêmement fins, égaux, toujours situés soit dans l'idiozome, soit à son voisinage immédiat[2].

Ils sont aisément visibles à partir du stade 8n (texte, fig. 28, p. 343); je n'ai pas réussi à les distinguer à un stade plus reculé[3].

Les corpuscules centraux sont d'abord contenus dans l'inté-

1. **Lenhossék** fait remarquer que, chez le Cobaye, l'idiozome des spermatides est très développé (pour former l'énorme acrosome du spermatozoïde), et que, justement, l'idiozome des auxocytes est lui aussi très développé.

Prenant (1899, Sur le protoplasma supérieur, etc. *Journ. de l'Anat.*, p. 58) dit que cette manière de voir, admettant le développement prématuré dans les spermatocytes d'un corps qui ne sera utilisé que dans une génération ultérieure, peut paraître étrange; mais qu'on a constaté dans les spermatocytes d'autres essais de formation de parties de la future spermatide, comme le filament axile [exemples : chez la Scolopendre (**Prenant**, 1887), chez les Lépidoptères (**Meves**, 1897)].

2. *Technique.* J'ai coloré les corpuscules centraux par l'hématoxyline ferrique dans les coupes minces (6 à 8 μ au plus) provenant de pièces fixées par les mélanges de Lenhossék, de Bouin ou de Tellyesniczky. Je les ai aussi facilement mis en évidence par le violet-cristal précédé d'une coloration de fond par l'alizarine ferrique (**Benda**) dans des coupes provenant de pièces fixées par le mélange de Tellyesniczky.

3. **Duesberg** (1908-2, voir sa fig. 8, Pl. X) les a vus chez le Rat à un stade plus reculé. **Schœnfeld** (1901) les a trouvés dès le début des auxocytes, chez le Taureau.

rieur de l'idiozome. Ainsi que l'a vu **Lenhossék** (1898, p. 238), ils émigrent peu à peu à la périphérie de celui-ci, puis ils en sortent et se placent au voisinage immédiat du noyau. **Duesberg** (1898-2, p. 20 et 30) dit qu'ils ne quittent l'idiozome que peu de temps avant la karyokinèse, ou même seulement après que la membrane nucléaire a disparu; « ce n'est qu'exceptionnellement qu'ils s'en libèrent plus tôt, parfois dès le dédouble-

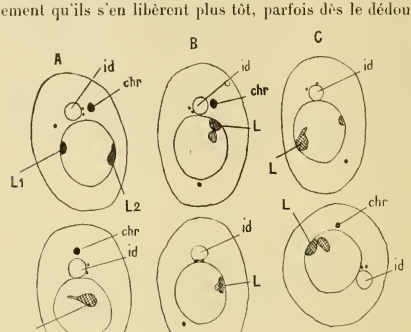


Fig. 30. — Auxocytes au stade 2_{III} (esquisse).
Fixation par le mélange de Lenhossék. Chromage consécutif. Coloration par l'hématoxyline ferrique.
Les lettres ont la même signification que pour la figure 28, p. 345. Grossissement : env. 1 300.

ment du spirème : ils persistent alors au voisinage de l'idiozome, entre celui-ci et le noyau ». D'après **Schœnfeld**, les corpuscules centraux ne quittent l'idiozome qu'immédiatement avant la disparition de la membrane nucléaire (chez le Taureau).

D'après mes observations, les corpuscules centraux quittent l'idiozome plus tôt que ne le disent les auteurs précédents. Au stade 12_{II}, avant la fissuration du filament chromatique, ils en sont déjà sortis (Pl. XIV, fig. 109). La figure 30 ci-dessus montre les positions diverses que peut occuper la paire des corpuscules centraux par rapport à l'idiozome et au noyau, au stade 2_{III}. Le

plus souvent ils siègent entre l'idiozome et le noyau (fig. 28, E; Pl. XIV, fig. 109, 112), ou dans l'angle que forment ces deux corps (fig. 30 B, F; Pl. XIV, fig. 110). Parfois ils occupent une position latérale par rapport à l'idiozome (fig 30, A, D); exceptionnellement ils sont à l'opposé du noyau (C). Souvent ils se présentent superposés ou sous-jacents à l'idiozome, mais un examen attentif montre qu'ils sont, dans de tels cas, superficiellement placés par rapport à ce corps.

Il est certain que les corpuscules centraux sont d'autant plus gros et plus faciles à colorer que la cellule est plus près de la karyokinèse.

C'est **Moore** (1893, p. 685; 1894, p. 139) qui a le premier décrit et figuré exactement la paire de centrosomes au voisinage de la « sphère » entre celle-ci et le noyau. Chacun des corpuscules composant le diplocentre serait d'abord simple, puis double et en forme de V : ce fait n'a pas été confirmé.

Moore et Walker (1906), dans les spermatocytes du Cobaye ont vu l'un des centrosomes se dédoubler, après leur sortie de l'idiozome, de façon à former un groupe de trois corpuscules. — Ils ont aussi vu une sorte de filament très fin partir de l'un des centrosomes; et ils rapprochent cette constatation de l'ébauche de filament axile décrite dans les spermatocytes d'Invertébrés par divers auteurs (et par **Moore** lui-même, 1896, chez les Sélaciens).

5.

Les corps chromatoïdes intracytoplasmiques.

Au cours de la croissance de l'auxocyte, il apparaît dans son cytoplasma le plus souvent deux, quelquefois un seul ou trois corpuscules exactement sphériques, intensément colorables par la safranine et l'hématoxyline ferrique, particulièrement dans les coupes provenant de pièces chromées. Ce sont les « chromatoïde Nebenkörper » de **Benda** (1891).

Ces corps sont visibles, comme de très fins granules, au stade 7_{II}. Ils s'accroissent peu à peu et atteignent leur taille maxima au moment de la karyokinèse. Ils sont très souvent, à ce moment, de taille inégale; leur grosseur semble en raison inverse de leur nombre. En tout cas, comme le fait remarquer **Lenhossék** (1898), ils sont beaucoup plus gros que les corpus-

cules centraux et ne peuvent être confondus avec eux; ils ont l'aspect et la grosseur d'un petit nucléole (Pl. XIII, fig. 95, 101, 102, 107; Pl. XIV, fig. 109 à 115, 119 et 121).

Jusqu'au stade 1II, leur situation dans le corps cellulaire est absolument quelconque. Mais à partir de ce moment, en même temps que l'auxocyte devient ellipsoïde puis de plus en plus allongé perpendiculairement à la membrane du tube, ils se placent presque sans exception (comme l'a vu **Lenhossék**) aux deux extrémités de la cellule. Ils sont toujours à une distance notable du noyau. Comme le montrent les figures 28 (p. 345) et 30 (p. 350), ils n'ont aucune relation topographique fixe ni avec l'idiozome, ni avec les parties différenciées du noyau.

La chromatine dont ils sont formés a les mêmes réactions que les pièces safranophiles (parties différenciées du filament, nucléoles) du noyau. Il s'agit bien là d'une variété de chromatine; ils ne se colorent pas seulement par l'hématoxyline ferrique (qui teint tous les éléments de la cellule, à condition d'employer des mordançages appropriés), mais par toutes les couleurs dites basiques d'aniline; l'hémalun les colore en violet pâle, comme les nucléoles. C'est donc une erreur que de considérer, avec **Duesberg** (1908), ces corpuscules comme des granulations quelconques.

La signification des corps chromatoïdes des auxocytes est inconnue. Leur substance est-elle formée avec des matériaux venus de l'extérieur du corps cellulaire, ou bien avec des matériaux venus du noyau? C'est à cette dernière hypothèse que je me rallie, avec **Moore** (1894, p. 142, 149 et suiv.) et **Lenhossék.**

Il existe dans les spermatides un corps chromatoïde ayant des réactions histochimiques identiques à celles du corps chromatoïde des auxocytes. La même hypothèse physiologique formulée à propos de l'idiozome, à savoir qu'il s'agit peut-être, dans les spermatocytes, de la formation précoce d'un corps destiné à être utilisé par une génération cellulaire ultérieure, trouve sa place ici. Mais il est possible aussi que, dans les auxocytes comme dans les spermatides, les corps chromatoïdes n'aient aucun rôle important, et soient seulement des résidus de chromatine éliminée du noyau.

Les corps chromatoïdes des auxocytes ont été vus chez la Souris pour la première fois, semble-t-il, par **Hermann** (1889-1), qui en a fait, avec l'idiozome, une partie constituante du *Nebenkern*. **Benda** (1891) les a, le premier, individualisés[1]. **Moore** (1893 et 1894) chez le Rat, **Niessing** (1896-2) chez le Cobaye, les ont représentés et décrits. **Lenhossék** (1898, p. 260-262) en a donné une excellente étude. **V. Ebner** (1899) nie leur existence dans les spermatocytes de 1er ordre du Rat. **Schœnfeld**, dans son travail préliminaire sur la spermatogénèse du Taureau (1900, p. 83), signale et figure le corps chromatoïde des auxocytes; mais il n'est plus question de celui-ci dans le mémoire de 1901. **Duesberg** (1898-1, p. 19) se range à l'opinion négative de **v. Ebner**.

Il me paraît hors de doute qu'en niant l'existence de corps chromatoïdes dans les spermatocytes de 1er ordre, **v. Ebner** et **Duesberg** ont commis une erreur ou une confusion; et cette erreur est d'autant moins explicable que les corps en question sont d'observation bien plus facile que beaucoup d'autres détails de fine structure fort bien décrits par ces auteurs.

Benda (1906-2, p. 449) a trouvé, dans les auxocytes et les préspermatides de *Perameles* (Marsupial), un amas de grains naturellement colorés en brun, au voisinage de l'idiozome; peut-être, dit-il, ces grains remplacent-ils le corps chromatoïde proprement dit, qui n'existe pas dans les spermatocytes de cet animal.

§ IV. — 3e PÉRIODE DES AUXOCYTES : MÉTAPHASE ET ANAPHASE DE LEUR KARYOKINÈSE.

1. *Topographie des karyokinèses des auxocytes*[2].

Les étapes de la karyokinèse proprement dite des auxocytes (c'est-à-dire les figures qui succèdent à la disparition de la membrane nucléaire) remplissent le stade 5III, qui termine la 1re phase du cycle spermatogénique.

Depuis **Brown** (1885), **Sertoli** (1886) et surtout **v. Ebner** (1888), on sait que ces figures ne se rencontrent que dans un assez petit nombre de tubes séminaux d'une même coupe, par groupes comprenant un nombre plus ou moins considérable de cellules, chaque groupe occupant une étendue variable de la section d'un tube séminal. Ces auteurs ont en outre reconnu que

1. Exacte en ce qui concerne les corps chromatoïdes des *spermatocytes* (Mutterzellen), la description de **Benda** (1891), comme celle d'**Hermann** (1889-1), cesse de l'être en ce qui concerne le corps chromatoïde des *spermatides* (cellules que **Benda** appelait alors « spermatocytes »). Dans les spermatides, ces deux auteurs ont confondu le corps chromatoïde avec des parties véritables du centrosome.

2. Voir aussi la 1re partie de ce mémoire, chap. III, ces *Archives*, t. IV, p. 125 et suiv.

la karyokinèse survient non seulement toujours au même moment de l'évolution des spermatocytes, mais encore au même moment de la métamorphose des spermies, contemporaines de ces derniers dans l'épithélium séminal.

Sur un total de 834 sections transversales de tubes séminaux, v. **Ebner** (1888, p. 284) en a trouvé 23 avec des mitoses, dont 15 avec des mitoses de spermatocytes (les 8 autres contenaient des mitoses de spermatogonies). La longueur de l'onde spermatogénique (c'est-à-dire de l'intervalle compris entre deux stades exactement semblables, le long d'un tube) étant évaluée 32 mm. en moyenne, chez le Rat, v. **Ebner** (1888, p. 260) a trouvé que l'étendue de la zone des mitoses varie de 0,18 à 0,40 mm.[1]. Il a aussi fort bien observé que la zone des mitoses n'occupe généralement qu'un secteur, parfois très petit, de la section transversale du tube; et qu'il est extrêmement rare de la voir s'étendre sur toute la circonférence de celui-ci. Il mentionne encore (1888; et 1889, p. 430) des irrégularités dans la succession des étapes de la karyokinèse, cela même quand on examine les sections longitudinales des tubes.

La rareté des sections de tubes contenant des mitoses témoigne de la rapidité avec laquelle s'effectue le processus karyokinétique. Les dispositions topographiques particulières des karyokinèses des auxocytes sont une conséquence des modalités du mouvement de la spermatogénèse.

La direction hélicoïdale du mouvement spermatogénique par rapport à l'axe du tube (**Regaud**, 1900-11) fournit l'explication des irrégularités (seulement apparentes) dans la succession des figures mitosiques. En effet, on ne peut pas rencontrer les étapes successives sans lacunes de la karyokinèse dans une section exactement longitudinale, ni dans une section exactement transversale du tube séminal : on peut les rencontrer toutes dans une section oblique. Bien plus, il arrive souvent dans les coupes transversales que des figures se rapportant aux derniers moments de la prophase voisinent directement avec des cellules

1. Les chiffres d'**Ebner** me paraissent inférieurs à la réalité. Il y a lieu de remarquer qu'ils concernent en bloc les deux mitoses successives des auxocytes et des préspermatides.

d'Ebner ou même avec des spermatides nouveau-nées : le stade 5, et même avec celui-ci la phase 2 tout entière, manquent. Mais, en suivant les coupes sériées, on trouve les étapes ou les stades manquant un peu plus loin le long du tube, occupant une autre position sur sa circonférence.

Au moment où la membrane nucléaire excessivement mince et turgescente est sur le point de disparaître, l'auxocyte comprend les parties suivantes :

Son *noyau* montre les *chromosomes* complètement individualisés; les derniers vestiges des nucléoles et du corps de Lenhossék sont en voie de disparition. Dans le *cytoplasma*, il y a les *mitochondries*, les *corps chromatoïdes*, *l'idiozome* et les *centrioles*.

J'étudierai successivement : l'histoire des chromosomes et de la figure achromatique ; le sort de l'idiozome, des corps chromatoïdes et des mitochondries.

2. *Chromosomes et figure achromatique.*

Écartement des centrosomes et disparition de la membrane nucléaire. — La disparition de la membrane nucléaire est immédiatement précédée de l'écartement des corpuscules centraux. En même temps que l'idiozome s'éloigne un peu du noyau, les corpuscule centraux cheminent en sens inverse à la surface de celui-ci (Pl. XIV, fig. 114). Je n'ai pu voir entre eux un fuseau centrodesmotique que lorsque leur écartement mesure environ 6 à 8 μ (Pl. XIV, fig. 118); à ce moment les deux corpuscules centraux sont réunis par un petit fuseau homogène, mince et proéminent vers le noyau voisin, auquel il est tangent. C'est alors que le sphéroïde nucléaire s'affaisse, en présentant des bosselures, comme un ballon en train de se dégonfler. Les corpuscules centraux dans leur migration n'atteignent pas les extrémités opposées d'un même diamètre du noyau; le fuseau se forme excentriquement, latéralement par rapport à ce dernier. A ce stade, les corpuscules centraux sont des plus difficiles à observer, car ils sont encore très fins, non désignés

à l'observateur par les asters, et surtout faciles à confondre avec des granulations quelconques, colorées par l'hématoxyline ferrique, et dont le protoplasma est souvent parsemé.

Au moment de l'affaissement du noyau, les chromosomes — qui étaient jusqu'alors en forme d'anneaux épineux, accolés à plat à la membrane nucléaire et sensiblement équidistants (Pl. XIII, fig. 107 et Pl. XIV, fig. 114) — se rapprochent rapidement du centre de la figure nucléaire, en se déformant de multiples façons et sans cesser d'avoir une surface très inégale. (Pl. XIV, fig. 118).

Formation du fuseau et placement des chromosomes à l'équateur. — Lorsque la membrane s'est évanouie, le fuseau est plus facile à voir (Pl. XIV, fig. 120) dans les cellules favorablement orientées; il est court, très renflé; les fils dont il se compose sont encore peu distincts; des corpuscules polaires partent les irradiations très délicates des asters. A ce moment ceux-ci sont déjà très nets; ils ne sont cependant visibles que dans quelques préparations, examinées avec les conditions d'objectif et d'éclairage les meilleures; on les voit mieux dans les figures de ce même stade de la karyokinèse qui se présentent par un pôle (Pl. XIV, fig. 121). Les chromosomes (fig. 117-121) sont dans le plus grand désordre apparent; leur forme est excessivement irrégulière : les uns apparaissent globuleux, — d'autres en larme, en massue, — d'autres sont allongés en bâtonnets trapus, — quelques-uns sont en fer à cheval, — le plus grand nombre est formé d'une partie massive et arrondie, d'où partent deux prolongements divergents, effilés. Ils ont perdu toute équidistance, toute ordonnance définie. Il en est qui touchent le fuseau, mais d'autres n'ont avec celui-ci aucun rapport encore apparent. Ils forment, par leur ensemble une constellation bizarre de corps polymorphes. Toutefois beaucoup d'entre eux montrent encore l'orifice annulaire primitif, et on est en droit de supposer que ceux qui semblent pleins ne paraissent tels que parce qu'ils sont défavorablement orientés par rapport à l'œil de l'observateur, de même que la multiplicité de leurs formes apparentes peut s'expliquer en partie par leurs différences d'orientation. Leur surface apparaît main-

tenant tout à fait lisse, et complètement débarrassée de filaments de linine.

La figure achromatique est très difficile à suivre, dans sa formation, chez le Rat. Le seul auteur qui ait suivi jusqu'ici l'écartement des chromosomes ainsi que l'apparition des asters et du fuseau est **Moore** (1894, Pl. VII, fig. 4 et 5). **Lenhossék** (1898, p. 263) commence sa description au moment où les chromosomes sont disposés sur le fuseau déjà complètement développé. « Ce n'est que lorsque l'écartement des centrioles est devenu considérable, dit **Duesberg**, que se développe entre eux la figure achromatique. Il n'y a donc pas ici de centrodesmose. » **Schœnfeld** (1900, p. 84) a vu, chez le Taureau, le fuseau débuter avec l'écartement des centrosomes (centrodesmose). — Je n'ai pas pu constater de centrodesmose initiale chez le Rat; mais j'ai trouvé que l'apparition du fuseau est plus précoce que ne le dit **Duesberg**.

Le désordre des chromosomes, avant leur mise au fuseau, a été figuré par **Moore**. **Duesberg** (1908-2, p. 26) dit que, aussitôt après l'effacement de la membrane nucléaire, les chromosomes sont groupés en fer à cheval ou en demi-cercle dont l'ouverture est occupée par l'idiozome; je crois plutôt que leur situation n'est pas à ce moment définie et constante.

Dans les figures appartenant à un stade plus avancé de la karyokinèse, le fuseau est tout à fait net, et les fils dont il se compose, plus distincts. Quelquefois il est encore dissymétrique, renflé d'un côté (Pl. XIV, fig. 122). Chaque fil va d'un pôle à l'autre en décrivant un arc de cercle; le fuseau est encore relativement court, renflé et comme arrondi entre les pôles et l'équateur. Les corpuscules polaires, jusqu'alors uniques, sont déjà communément dédoublés. Les asters sont très visibles. Les chromosomes sont pour la plupart appuyés sur le fuseau; il en est qui s'étalent sur lui et poussent vers les pôles deux courts prolongements en forme de cornes. Assez fréquemment on voit un ou deux chromosomes non encore appuyés sur le fuseau, alors que tous les autres sont déjà en train de se ranger à l'équateur.

Aussitôt mis au fuseau, les chromosomes glissent vers l'équateur de la figure, et s'y arrangent régulièrement (Pl. XII, fig. 108 et Pl. XIV, fig. 123). Dans les préparations où les chromosomes sont intensément colorés, les figures qu'ils forment à partir de ce stade de la karyokinèse ne peuvent plus être analysées; il faut recourir aux préparations dans lesquelles, grâce

à des artifices de mordançage, on a obtenu une forte coloration de la figure achromatique en même temps qu'une très faible coloration des chromosomes (Pl. XIV, fig. 122, 123).

Dédoublement des centrosomes. **Hermann** (1889-1) a le premier vu les corpuscules centraux dédoublés aux pôles du fuseau, dans les spermatocytes de la Souris. **Moore** (1894) a confirmé ce fait; il fait même remonter le dédoublement au moment où les deux corpuscules centraux primaires s'écartent. **Lenhossék** (1898) et **Duesberg** (1908) n'ont vu qu'un centrosome à chaque pôle. — Il me paraît tout à fait certain qu'à partir du moment où les chromosomes sont mis au fuseau il y a deux centrioles à chaque pôle.

Mise au fuseau. **Lenhossék** a le premier (1898, p. 264 et fig. 11) — et il est le seul — décrit l'étape, précédant immédiatement la plaque équatoriale, où les chromosomes successivement mis en contact avec le fuseau (quelques-uns sont récalcitrants et en retard sur les autres) glissent vers l'équateur en formant une figure irrégulière et en prenant eux-mêmes des formes singulières.

Plaque équatoriale (Pl. XIII, fig. 108; Pl. XIV, fig. 123, 125). — Aussi bien en vue équatoriale qu'en vue polaire, la figure karyokinétique montre à ce moment un aspect caractéristique.

En vue équatoriale, le fuseau se montre composé de deux cônes réguliers accolés par leurs bases. Au sommet de chaque cône se tient un corpuscule polaire, à côté duquel (et en position oblique par rapport à l'axe du fuseau) est un second corpuscule généralement plus petit. Autour des centrosomes il n'y a pas de sphère attractive, et les asters délicats des étapes précédentes sont devenus moins visibles, même dans les préparations les meilleures à ce point de vue. Les filaments du fuseau vont en ligne droite du pôle à l'équateur, tandis que précédemment ils avaient un trajet curviligne : l'ensemble du fuseau est, de ce fait, devenu plus allongé et moins trapu. Les filaments ont alors atteint leur maximum d'épaisseur et de netteté. Dans les préparations où ils sont fortement colorés, l'examen des figures karyokinétiques en vue polaire les montre à ce moment, en coupe optique, comme des points noirs; ces points étant disséminés dans tout le champ de la figure diérétique, on doit conclure que les filaments occupent non seulement la surface, mais toute l'épaisseur du fuseau.

Dans les figures observées en vue équatoriale (fig. 123), les chromosomes placés à la même hauteur forment une rangée à peu près régulière. Ils ne sont pas égaux, mais leurs différences de grosseur sont peu frappantes à ce moment. Ils ont tous la même forme réelle; mais, selon qu'ils sont vus de profil ou de face, leur aspect est un peu différent. De profil, le chromosome

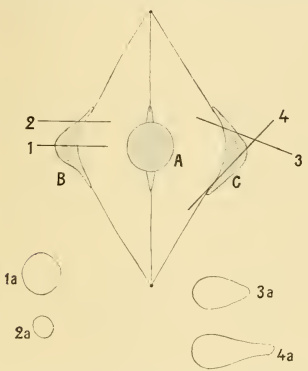


Fig. 31. — Schéma de la forme des chromosomes des auxocytes du Rat au stade de la plaque équatoriale.

A, chromosome vue de face; B, C, chromosomes vues de profil; 1, 2, 3, 4, plans de coupes des chromosomes: 1*a*, 2*a*, 3*a*, 4*a*, forme des sections de chromosomes suivant ces différents plans.

(texte, fig. 31, B et C) montre un corps médian globuleux, le *renflement équatorial*[1]. Du côté du fuseau, ce renflement émet deux prolongements en sens inverses, légèrement incurvés, terminés en pointe mousse; ces prolongements s'appuient sur l'un des fils du fuseau. L'ensemble du chromosome rappelle la silhouette d'un chapeau. De face (A), le corps du chromosome ou renflement équatorial est parfaitement rond, et il est débordé

1. C'est l'expression employée par **Flemming** (1887, p. 409, 411, *loc. cit.*, p 398) pour désigner une partie qui me paraît analogue dans les chromosomes des auxocytes de la Salamandre au même stade.

du côté des pôles par les prolongements. Toute trace d'orifice annulaire a disparu dans les chromosomes.

L'irrégularité de la forme générale de la plaque équatoriale, le polymorphisme et l'inégalité apparents de ses chromosomes, lorsqu'elle est observée en vue polaire (Pl. XIV, fig. 125), contrastent singulièrement avec la régularité qu'elle montre en vue équatoriale. Elle forme en effet dans ce cas une figure à contour fort irrégulier. Les pièces chromatiques paraissent extrêmement inégales et polymorphes : les unes, placées au centre de la plaque, sont arrondies et petites; les autres, placées à la périphérie, ont soit une forme globuleuse, soit une forme en massue. Dans ce dernier cas, la grosse extrémité de la massue est toujours tournée en dehors, tandis que la petite extrémité s'avance parmi les petites pièces chromatiques centrales. L'explication de ces apparences est tout entière dans la manière dont les chromosomes sont intéressés par la coupe réelle ou optique de la figure. Lorsque le chromosome est coupé suivant la ligne 1 (texte, fig. 31), il a une forme arrondie ou légèrement ellipsoïde (1*a*) répondant à la section de son corps; coupé suivant la ligne 3, il apparaît plus allongé (3*a*); suivant la ligne 2, qui intéresse en travers l'un de ses prolongements seulement, sa section est plus ou moins arrondie (2*a*), mais beaucoup plus petite que dans les cas précédents; suivant la ligne 4, qui intéresse le corps et un prolongement dans toute sa longueur, sa section est en forme de massue (4*a*). Les corps des chromosomes étant toujours plus externes que les prolongements, par rapport à l'axe du fuseau, on comprend dès lors pourquoi les petites pièces chromatiques sont toujours au centre des figures, tandis que les grosses pièces sont toujours périphériques.

Question des asters. — **Hermann** (1889-1) a décrit chez la Souris des asters dont les filaments se terminent par des granules dans le protoplasma. **Moore** (1894) figure quelques irradiations, chez le Rat. **Lenhossék** (1898, p. 264, 266, fig. 11, 12, 13) décrit et figure des asters magnifiques, d'après des préparations fixées par le mélange d'alcool, sublimé et acide acétique; il a soin de prévenir le lecteur que les filaments des asters sont un peu plus nets dans les dessins que dans la réalité. **Duesberg** (1908-2, p. 30) a « vainement cherché les énormes asters décrits par **Lenhossék**, dont les rayons s'entre-croiseraient dans le plan équatorial »; il trouve

comme **Lenhossék** que les irradiations diminuent fortement à partir du stade de la plaque équatoriale et ne tardent pas à disparaître. — Après avoir étudié des préparations fixées et colorées par des procédés divers, je trouve, comme **Duesberg**, que les asters sont beaucoup plus délicats que **Lenhossék** ne les a décrits. Ils sont surtout nets dans les figures qui se présentent par les pôles (Pl. XIV, fig. 121, 128); ils atteignent leur maximum de netteté un peu avant la plaque équatoriale. **Schœnfeld** (1900, p. 84) a observé chez le Taureau des asters délicats, surtout visibles en vue polaire, dont les fibres « en jets de fontaine » atteignent la périphérie de la cellule et s'entre-croisent à l'équateur.

Anaphase. — A peine rangés à l'équateur du fuseau, les chromosomes commencent le mouvement qui aboutira à leur division. Ce phénomène consiste en l'étirement progressif, en sens contraires, de la masse en apparence molle et ductile qui les constitue. Les deux prolongements appuyés sur le fuseau deviennent de plus en plus épais, en même temps que le corps du chromosome diminue. Bientôt le chromosome est devenu cylindroïde, arrondi aux deux extrémités tournées vers les pôles. Puis les extrémités se renflent au détriment de la partie centrale, qui s'amincit de plus en plus. Celle-ci finit par se rompre, et les demi-chromosomes ont alors la forme de larmes dont la partie effilée est tournée vers l'équateur du fuseau. Ensuite ils s'arrondissent irrégulièrement et émigrent vers les pôles.

La séparation des demi-chromosomes et leur migration vers les pôles ne s'effectuent pas toujours, peut-être même pas habituellement au même moment pour tous les chromosomes. Quelques-uns sont en avance et d'autres sont en retard sur le gros de la troupe. Il est commun de voir, dans les figures diérétiques vues équatorialement, deux amas polaires de demi-chromosomes déjà séparés, et un ou deux chromosomes encore entiers, tendus en droite ligne entre les deux amas (Pl. XIV, fig. 126); souvent la partie médiane du chromosome retardataire est amincie, effilée, comme si celui-ci était formé d'une pâte molle et tenace, résistante à l'étirement; quelquefois la partie moyenne du chromosome montre deux étirements, séparés par une partie renflée (Pl. XIV, fig. 127), comme si le point où se fera la séparation était encore incertain. Rien, mieux que ces images, ne donne l'impression que la substance des chromosomes est duc-

tile; rien ne contredit plus manifestement les conceptions régnantes, d'après lesquelles les chromosomes auraient un plan de symétrie bilatérale déterminé, comme des objets rigides dont l'architecture serait invariable.

Il y a aussi des chromosomes dont la bipartition avance sur le gros de la troupe : les moitiés de ceux-là se trouvent déjà à côté des centrosomes alors que les autres sont encore à l'équateur (Pl. XIV, fig. 124); dans cette figure, la paire de demi-chromosomes, qui est déjà près des pôles alors que les autres sont encore à l'équateur, est notablement plus petite que la moyenne.

Les vues polaires de la double plaque de demi-chromosomes sont faciles à distinguer de celles des plaques équatoriales. Elles sont plus petites (Pl. XIV, fig. 128) que ces dernières; les pièces chromatiques qui les composent ont une forme assez caractéristique; très fréquemment elles sont formées chacune de deux globules accolés par paires, comme des haltères, ou bien elles représentent des bâtonnets renflés à leurs extrémités. Peut-être faut-il voir là des symptômes d'une division anaphasique des demi-chromosomes, telle que **Flemming** (1887) l'a découverte et décrite dans les auxocytes de la Salamandre.

Pendant que les amas de demi-chromosomes s'écartent l'un de l'autre vers les pôles, la partie du fuseau interposée entre eux a d'abord une forme cylindroïde, ou très légèrement renflée à l'équateur (forme en tonneau); les fils, encore très distincts, sont sinueux, comme flottants, parsemés dans leurs intervalles de granulations colorables de la même façon que les chromosomes et de grosseur variable (fig. 126, 127). Les plaques constituées par les deux amas de demi-chromosomes cessent ordinairement d'être parallèles l'une à l'autre et perpendiculaires à l'axe du fuseau. Les parties coniques du fuseau comprises entre les corpuscules polaires et les plaques sont de plus en plus évasées; leurs fils sont devenus indistincts. Vues de profil, les plaques polaires ont une structure indéchiffrable, à cause du tassement des pièces chromatiques qui les constituent.

Télophase. — A ce moment commence la séparation des corps cellulaires, parfois indiquée auparavant par un léger étranglement (Pl. XIV, fig. 126). La cloison protoplasmique s'avance

rapidement de la périphérie de la figure jusqu'au centre, dans la région équatoriale. La partie moyenne du fuseau s'étrangle, et celui-ci prend la forme d'un sablier, comme rétréci concentriquement par la croissance de la cloison intercellulaire. Les grains chromatiques primitivement épars dans la figure achromatique, entre les plaques polaires, se rassemblent dans la partie moyenne du plan de séparation et y constituent le *corps intermédiaire* de Flemming. Habituellement les fils du fuseau, redevenus tendus, apparaissent tordus sur eux-mêmes, comme par l'effet d'une rotation en sens inverse des deux cellules filles (Pl. XV, fig. 135). Les extrémités de la partie intermédiaire du fuseau n'atteignent plus les amas chromatiques polaires.

Les amas polaires de demi-chromosomes se rétrécissent, se densifient et prennent un aspect mûriforme; habituellement ils apparaissent incurvés légèrement autour des corpuscules centraux. Les noyaux de la génération nouvelle vont se reconstituer.

Après que les cellules filles sont autonomes, le résidu du fuseau, devenu homogène et sans connexion avec les noyaux, persiste pendant quelque temps. Il s'élimine peu à peu hors des cellules, comme par l'effet d'un mouvement de rotation de celles-ci (Pl. XV, fig. 136 et 137). Devenu extérieur et couché à la surface des cellules filles encore au contact, le résidu du fuseau disparaît rapidement; c'est le corps intermédiaire de Flemming qui reste le plus longtemps visible, comme un point noir.

Évolution du fuseau. — La longueur du fuseau augmente peu à peu et continûment jusqu'à la télophase. La seule opinion discordante sur ce point est donnée par **Schœnfeld** (1900, p. 84); cet auteur qui prétend que, chez le Taureau, les centrosomes se rapprochent au moment de la plaque équatoriale, pour s'écarter de nouveau au dyaster.

La forme du fuseau est différente avant et immédiatement après la plaque équatoriale. Avant, et jusqu'au moment où les chromosomes sont rangés à l'équateur, le fuseau est ventru, ses fibres décrivent une courbe du pôle à l'équateur. A partir du moment où commence la bipartition des chromosomes, les fibres vont en ligne droite de chaque chromosome aux pôles, le fuseau a la forme biconique. **Lenhossék** (fig. 11 et 12) a bien vu cela, et je peux confirmer son opinion. La description de **Duesberg** (1908-2, p. 30) ne me paraît donc pas tout à fait exacte sur ce point.

Les fibres du fuseau sont très nettes; après certaines colorations à

l'hématoxyline ferrique, elles sont assez bien individualisées pour qu'on puisse aisément reconnaitre qu'il y en a une pour chaque chromosome. **Lenhossék** attribue la netteté du fuseau à l'existence d'une substance légèrement colorable interposée entre les fils, hypothèse que je ne puis confirmer.

La description que j'ai donnée de l'évolution de la partie intermédiaire du fuseau après la métaphase et de son résidu, confirme celles de **Lenhossék** et de **Duesberg**. **Schœnfeld** (1900) dit que, chez le Taureau, il ne se forme pas de corps intermédiaire de Flemming dans les spermatocytes, bien que les fibres du fuseau intermédiaire soient parsemées de petits granules chromatiques. C'est à tort qu'**Ebner** (1899, p. 434) nie l'existence d'un corps intermédiaire après la mitose des spermatocytes du Rat, tandis qu'il l'a reconnu après la mitose des préspermatides.

Toutes les étapes de la karyokinèse, que je viens de décrire, sont aisément observables dans les préparations convenablement colorées par l'hématoxyline ferrique dont on a patiemment repéré les groupes de mitoses. La plus rare de ces étapes, donc la plus brève, correspond à la séparation des demi-chromosomes à l'équateur du fuseau (Pl. XIV, fig. 124) : ce phénomène paraît s'effectuer avec une très grande rapidité. L'étape de la plaque équatoriale est la plus commune à observer, donc la plus longue.

Réactions colorantes des chromosomes. — Dans les préparations provenant de pièces fixées par le mélange de Tellyesniczky et colorées par l'hémalun et la safranine, les chromosomes sont safranophiles. Cette réaction leur est commune avec les nucléoles et certaines parties différenciées du filament chromatique. A ce point de vue, les chromosomes se distinguent de la partie commune du filament segmenté avant la métaphase, lequel prend à la fois l'hémalun et la safranine et se colore en lie-de-vin.

Toutefois la substance des chromosomes, malgré cette réaction commune, n'est nullement identique à celle des nucléoles et des parties différenciées du filament. Voici des réactions colorantes distinctives (qui supposent toutes le chromage préalable des pièces).

A. Le procédé « alizarine-ferrique et violet-cristal » de **Benda**[1] colore en violet pur les parties safranophiles du fila-

1. Le procédé de Benda, employé après fixation par le mélange de bichromate de potasse et d'acide acétique, ne colore pas les mitochondries, mais

ment et les nucléoles, et en brun clair (alizarine) le filament commun pendant la prophase et les chromosomes à toutes les étapes de la karyokinèse.

B. Habituellement (mais pas toujours : je pense que les variations du résultat dépendent de l'intensité des mordançages chromique et ferrique successifs) l'hématoxyline au fer colore : en noir opaque les nucléoles, les parties safranophiles du filament chromatique et les corps chromatoïdes extranucléaires, en gris clair le filament commun et les chromosomes.

C. Quelquefois l'hématoxyline au fer colore en noir les chromosomes après la disparition de la membrane nucléaire, en même temps qu'en gris clair le filament chromatique commun segmenté, avant la disparition de la membrane.

Ainsi : *a*) le filament chromatique commun avant la métaphase, *b*) les nucléoles et les parties différenciées (lisses) de ce filament, *c*) les chromosomes à la métaphase, ont des réactions colorantes communes et d'autres qui leur sont particulières.

A la télophase, la chromatine redevient hématéiniphile.

3. *Sort de l'idiozome, des corps chromatoïdes et des mitochondries pendant la mitose.*

Idiozome. — A partir de la disparition de la membrane nucléaire, l'idiozome, distant du groupe des chromosomes, prend une forme irrégulière et diminue peu à peu de volume. On peut constater son existence dans toutes les cellules jusqu'après l'étape de la plaque équatoriale (Pl. XIV, fig. 116-119). Au moment où les chromosomes se scindent pour former les plaques polaires, il achève brusquement de disparaître, comme par une sorte de dissolution. Le moment exact de sa disparition finale m'a semblé d'ailleurs un peu variable. En tout cas il ne se divise pas. Il reparaît dans les cellules d'Ebner. Il semble que sa substance, répartie sous un état invisible dans tout le corps cellulaire de l'auxocyte et partageant la segmentation du protoplasma,

donne de très belles colorations nucléaires. Si on supprime du mélange fixateur l'acide acétique, et qu'on y ajoute du formol, on colore ensuite aisément les mitochondries par le même procédé de coloration.

s'agglomère de nouveau dans les cellules filles en un corps de forme définie.

Tous les auteurs sont d'accord sur le sort de l'idiozome pendant la mitose. C'est **Brown** (1885) qui a constaté le premier sa disparition. Rien n'est à changer ni à ajouter à la description qu'en a donné **Lenhossék** (1898, p. 243). Le fait que le corps en question, après s'être séparé des corpuscules centraux, ne participe en aucune façon à la constitution des centrosomes aux extrémités du fuseau, montre bien qu'il n'est pas assimilable à la « sphère attractive » de **van Beneden**, et tous les auteurs, depuis **Moore** (1894) ont reconnu cette distinction.

Corps chromatoïdes. — Leur sort est le même que celui de l'idiozome, mais leur disparition est notablement plus tardive, peut-être même parfois incomplète. Ils se reconstituent aussi en un corps unique dans les cellules d'Ebner.

Lenhossék (1898, p. 261, 272) dit que les corps chromatoïdes persistent pendant « les mitoses spermatocytaires » y compris la première, qui nous intéresse actuellement. — Je ne crois pas que cela soit exact pour la mitose des auxocytes.

Mitochondries. — Les mitochondries persistent pendant la mitose; elles passent, sous la même forme définie, d'une génération à l'autre; mais elles subissent d'intéressantes modifications.

Déjà un peu avant la disparition de la membrane nucléaire elles se disséminent, en devenant équidistantes, dans toute l'étendue du cytoplasma.

Pendant la métaphase elles gardent cette répartition; mais leur grosseur augmente en même temps que leur chromaticité se modifie. Sans cesser d'être colorables par les procédés spéciaux qui servent à les mettre en évidence pendant la prophase (Pl. XV, fig. 134), elles acquièrent des réactions nouvelles. Après fixation par les mélanges de Tellyesniczky, de Flemming, etc., la safranine et l'hématoxyline ferrique les colorent avec intensité. Ces caractères persistent pendant l'anaphase et la télophase (Pl. XIV, fig. 123 et Pl. XV, fig. 135).

Je pense que, pendant la mitose, les mitochondries se chargent temporairement de certaines substances, probablement voisines de la chromatine, qu'elles abandonnent ultérieurement.

Je suis sur ce point en désaccord avec **Benda** et **Duesberg**. **Benda** (1906-1, p. 428) pense que les granulations fortement colorables qui parsèment le protoplasma des spermatocytes en mitose sont des granulations de chromatine détachées abgesprengten) des chromosomes; il émet l'idée que ces granulations, en se rassemblant après la télophase, deviennent le corps chromatoïde des spermatides (il est clair que cette origine serait attribuable aussi au corps chromatoïde des préspermatides). Quant à **Duesberg** (1898-2, p. 29) il s'exprime ainsi : « Dans certaines cellules des zones profondes de la préparation, le protoplasma est criblé de grosses granulations se colorant par l'hématoxyline ferrique : ces granulations ne sont pas des mitochondries, mais vraisemblablement un précipité qui parait se produire avec plus de facilité dans les anaphases de la mitose. »

Dans mes propres préparations, fixées par le mélange de Tellyesniczky et colorées par l'hémalun et la safranine, les granulations en question existent dans tous les auxocytes en mitose, quelle que soit la place qu'ils occupent dans la profondeur de la pièce, de plus non seulement à la télophase mais encore à partir de la métaphase. L'explication proposée par **Duesberg** n'explique rien, à moins qu'elle ne signifie que les grains en question sont artificiels. Alors pourquoi se produisent-ils exclusivement dans le protoplasma des cellules en mitose?

Je crois que ces grains sont des mitochondries, parce que dans les préparations colorées spécialement en vue des mitochondries, on voit aisément celles-ci se disperser dans le corps cellulaire un peu avant la disparition de la membrane nucléaire, devenir plus grosses et correspondre exactement, par ces caractères, aux grains colorables par d'autres méthodes. En admettant que ces mitochondries se chargent d'une substance analogue à la chromatine (provenant soit des chromosomes, soit des corps chromatoïdes), je me rapproche un peu de l'opinion de **Benda**.

V. Winiwarter et Sainmont (1909, *loc. cit.*, p. 322) ont observé dans les oogonies du Chat des grains semblables et leur attribuent une origine nucléolaire.

CHAPITRE VII

LES CELLULES D'EBNER OU PRÉSPERMATIDES[1] (SPERMATOCYTES DE DEUXIÈME ORDRE)

§ I. — Les préspermatides, de leur naissance au début de leur karyokinèse.

1. *Topographie.*

Les préspermatides, ayant une durée d'existence très brève, occupent une étendue très restreinte du tube séminal. Le

1. *Nomenclature.* Ces cellules sont désignées le plus souvent, à l'heure actuelle,

moment du cycle spermatogénique caractérisé par leur existence correspond à la deuxième phase tout entière, constituant elle-même le stade 6 de la division que j'ai proposée.

La topographie de ces cellules présente des particularités semblables à celles des auxocytes en karyokinèse, à côté desquels on les trouve généralement. Dans les coupes transversales de tubes séminaux, on peut voir les préspermatides et leurs mitoses occuper toute l'étendue circulaire de l'épithélium, à l'exclusion des gros auxocytes et des jeunes spermatides; mais cette image typique est extrêmement rare. Le plus souvent les cellules d'Ebner n'occupent qu'un secteur plus ou moins étendu. Il arrive communément que la disposition hélicoïdale de la « bande de contemporanéité » de l'épithélium séminal[1] amène au contact, dans les sections de tubes : des préspermatides non en mitose avec de gros auxocytes (à l'exclusion des karyokinèses de ces derniers), ou bien des auxocytes en mitose avec des préspermatides elles-mêmes en mitose (à l'exclusion des préspermatides avant leur karyokinèse), ou bien encore des auxocytes ou des préspermatides avant leur karyokinèse avec des spermatides nouveau-nées, etc. Il importe beaucoup de savoir que les étapes immédiatement successives de la vie des cellules d'Ebner — comme d'ailleurs des autres cellules séminales, quoique pour celles-ci les irrégularités soient moins apparentes — ne se rencontrent pas toujours, pas même habituellement côte à côte; et que la continuité des processus ne peut être rétablie que par l'étude des coupes en séries.

Les cellules d'Ebner occupent exactement la place des gros auxocytes qui ont disparu en leur donnant naissance; elles

sous le nom de « spermatocytes de 2e ordre ». Il n'y a aucune raison de conserver cette expression; elle est mauvaise non seulement parce qu'elle prête à confusion avec les spermatocytes « de 1er ordre », mais encore et surtout parce que les cellules qu'elle désigne ne ressemblent pas du tout aux spermatocytes de 1er ordre. Je me rallie à la proposition de **Waldeyer** (1903, p. 171) d'appeler ces cellules *préspermatides*, nom justifié par leur situation dans l'arbre généalogique de la lignée spermatique et par leur ressemblance avec les formes jeunes des spermies ou spermatides. Si l'on accepte la désignation des objets par le nom des auteurs qui les ont découverts, on doit, selon la proposition de **Lenhossèk** (1898), appeler ces cellules *cellules d'Ebner*.

1. Voir la 1re partie de ce mémoire, chap. III, ces *Archives*, t. IV, 1901, p. 133 et suiv., 139 et suiv.

forment donc des amas, découpés de distance en distance par les faisceaux de spermies.

Un observateur insuffisamment familier avec l'épithélium séminal des Mammifères est exposé à confondre des préspermatides (avant la prophase de leur mitose) avec des spermatides. L'aspect du noyau est le même dans les deux générations de cellules ; mais diverses autres parties constituantes du corps cellulaire, ainsi que les différences de grosseur portant sur le noyau et sur l'ensemble de la cellule permettent d'éviter cette erreur (comparer les cellules A et B de la fig. 141, Pl. XV).

Existence réelle des préspermatides. — **Brown** (1885), malgré la remarquable précision de son travail, a entièrement méconnu la génération cellulaire intercalée entre les spermatocytes et les spermatides. C'est **v. Ebner** (1888, p. 260 et suiv.) qui l'a découverte, chez le Rat, à une époque où on ignorait encore que l'existence de cette génération cellulaire est un fait général chez les Invertébrés : « Les divisions, dit-il, ont lieu deux fois l'une après l'autre, ainsi qu'on peut le déduire avec certitude de la grosseur des figures karyokinétiques et des noyaux qui en résultent. Les deux poussées mitosiques successives se succèdent évidemment très rapidement, de sorte qu'entre la première et la deuxième il n'y a qu'un court stade de repos. » **V. Ebner** indique les divers groupements qu'on peut rencontrer, de spermatocytes de 1er ordre, de spermatocytes de 2e ordre et de spermatides.

Dans un mémoire ultérieur, v. **Ebner** (1899) montre l'importance du stade de repos intercalé entre les deux dernières mitoses de la liguée spermatique, au point de vue des théories de la réduction chromatique (au sens de **Weismann**). Il démontre avec plus de précision, par des calculs volumétriques, la réalité de la génération intercalaire. Il dit qu'il a constaté l'existence des cellules en question, non seulement chez le Rat, mais encore chez le Taureau, le Chat et l'Homme.

Dans l'intervalle des deux publications de **v. Ebner**, la génération cellulaire intercalée entre les auxocytes et les spermatides avait été complètement méconnue par **Hermann** (1889-1), chez la Souris, et par **Moore** (1893-1894), chez le Rat. Mais **Lenhossék** (1898) en avait donné une très bonne description, chez le Rat[1] et **Loukjanow** (1898), chez la Souris, avait reconnu les deux mitoses successives, tout en ne parlant pas de la période de repos

1. **Lenhossèk** (1898, p. 229) incline à penser que la double division spermatocytaire ne serait pas sans exceptions, même chez le Rat : il admet que les cellules d'Ebner peuvent parfois se transformer directement en spermatozoïdes.

Cette erreur de **Lenhossèk** est attribuable peut-être à ce qu'il a confondu avec des cellules d'Ebner des *spermatides géantes*. Il se produit en effet parfois des karyokinèses anormales, d'où résultent des spermatides inégales : les unes naines, d'autres géantes. Ces dernières prêtent à confusion, au premier abord, avec des préspermatides.

intercalaire; **Moore** (1895), chez les Sélaciens, **Meves** (1896), chez la Salamandre, avaient aussi reconnu l'existence des deux générations de « spermatocytes ». Depuis cette époque, cette notion a été généralisée à tous les animaux, appartenant aux groupes les plus divers, dont la lignée spermatique a été convenablement étudiée : il y a cependant une notable différence entre les espèces ou les groupes, au sujet de la période de repos entre les deux mitoses, celle-ci pouvant être très nette (ex. Mammifères), faire presque défaut (ex. Salamandre), etc.

La seule opinion discordante est celle de **Bugnion et Popoff** (1906, p. 42). Ces auteurs prétendent que les cellules provenant de la division des spermatocytes se transforment directement en spermies, et que la génération des cellules d'Ebner n'existe pas — pas plus chez les Mammifères que chez les Amphibiens et les Sélaciens. Ils se fondent tant sur l'absence de données précises (?) relatives aux « prétendus » spermatocytes de 2e ordre, dans les travaux antérieurs, que sur le résultat de calculs volumétriques. La lecture du présent mémoire démontrera suffisamment, je l'espère, leur erreur; il ne me paraît pas utile de combattre en détail leur argumentation[1]. Je m'associe à la critique qu'en a faite **Duesberg** (1908-2, p. 84).

2. *Passage du noyau de la télophase à l'état de repos.*

Aussitôt après qu'un plan de séparation a individualisé les cellules filles, celles-ci doivent être considérées comme nées. Autour de l'amas mûriforme de chromosomes indistincts apparaît une fine membrane nucléaire; la masse de chromatine se desserre, comme si un liquide écartait les pièces dont elle se compose. Mais la chromatine ne s'étend pas d'emblée d'une façon homogène dans tout l'espace nucléaire. Pendant un temps court mais bien appréciable (car on rencontre aisément les figures correspondant à cette étape), les travées de chromatine restent tassées dans l'un des hémisphères du noyau; l'autre hémisphère, clair, ne contient qu'une pièce de chromatine volumineuse, aplatie contre la membrane nucléaire, et habituelle-

1. Beaucoup d'autres conceptions et assertions de **Bugnion et Popoff** sont erronées. J'en dois signaler une, qui se rapporte aux spermatocytes : les spermatocytes prendraient naissance par subdivision tardive de masses plurinucléées contenant 4, 8... noyaux, auxquelles ils donnent l'ancien nom de *spermatogemmes*, employé autrefois par **La Valette Saint-Georges** pour désigner des objets semblables. Les prétendus spermatogemmes, à l'existence normale desquels personne ne croyait plus depuis longtemps, et que ressuscitent **Bugnion et Popoff**, sont des cellules monstrueuses, des *tératocytes* (**Regaud**, 1900-3, 1900-4, 1900-5; **Broman**, 1900); on en rencontre fréquemment, mais en abondance variable, dans les testicules normaux, surtout chez certains animaux (chez les Mammifères : le Chien, le Porc, le Hérisson). Il est démontré que ces éléments résultent d'anomalies dans la cytodiérèse.

ment reliée à la masse chromatique par un filament (Pl. XV, fig. 136, 138, 139). La figure nucléaire ainsi réalisée rappelle exactement les stades de l'évolution des auxocytes où le noyau est dissymétrique : un corps de Lenhossék séparé par un large espace clair de la masse légèrement tassée du filament chromatique. Peut-être doit-on homologuer ce court stade des préspermatides au synapsis.

Mais rapidement l'amas de chromatine achève de se desserrer et envahit tout l'espace nucléaire. En même temps la chomatine subit une diminution quantitative très considérable; elle se réduit à quelques mottes anguleuses, reliées les unes aux autres et à la membrane par un réseau assez grossier de filaments de linine (fig. 137).

Pendant cette reconstitution du noyau, la chromatine se colore en lie-de-vin par le chrome-hémalun-safranine. Les chromosomes, à la métaphase, se coloraient en rouge pur; le changement de chromaticité débute à la fin de l'anaphase.

J'ai déjà décrit l'évolution régressive du résidu du fuseau (voir p. 363).

Duesberg (1908-2, p. 28 et fig. 22, 23) décrit et figure le noyau en voie de reconstruction, comme une masse assez compacte de chromatine, de part et d'autre de laquelle la membrane nucléaire forme deux calottes claires. Il ne signale pas de pièce chromatique comparable au corps de Lenhossék. **Häcker** (1899, cité par **Schœnfeld**, 1901, p. 46) assimile à un synapsis la dissymétrie nucléaire pendant la télophase des spermatogonies, des spermatocytes et des préspermatides.

3. *Structure de la préspermatide pendant l'intercinèse* [1].

La préspermatide est une cellule polyédrique ou arrondie, selon que s'exerce ou non la pression réciproque des éléments voisins.

Son *noyau* est sphérique. Il possède une membrane nucléaire relativement épaisse et une charpente très visible de filaments de linine entre-croisés. La chromatine est disposée en forme de

1. **Grégoire** (1905, *loc. cit.*, p. 313) appelle intercinèse l'étape qui sépare la cinèse hétérotypique de la cinèse homéotypique. Il est clair cependant que cette dénomination — excellente, à mon avis — s'applique à tout intervalle entre deux cinèses consécutives quelconques, rapprochées.

petites mottes supportées par la charpente de linine, principalement aux points nodaux. Dans les préparations au chrome-hémalun-safranine, les mottes de chromatine paraissent anguleuses; elles sont faiblement colorées en lie-de-vin et se distinguent mal de la charpente; le noyau ne contient pas de parties purement safranophiles. Dans les préparations colorées par l'hématoxyline ferrique, tantôt (s'il n'y a pas eu chromage de la pièce) la chromatine est colorée en gris noirâtre ou en noir, et se distingue mal de la charpente; tantôt (si la pièce a été mordancée par le chrome) on distingue des granulations noires, arrondies, logées dans une gangue grisâtre, laquelle se confond avec les points nodaux du réseau achromatique. Les mottes ou les granulations de chromatine sont les unes accolées à la membrane nucléaire, les autres situées à l'intérieur du noyau. Certaines masses arrondies de chromatine, plus colorables ou plus volumineuses que les autres, sont peut-être des nucléoles (Pl. XV, fig. 140).

Le corps cellulaire contient encore, dans un *protoplasma commun* d'aspect homogène [1], des *mitochondries*, *l'idiozome*, les *corpuscules centraux*, un ou plusieurs *corps chromatoïdes*.

Les *mitochondries*, pendant la télophase, sont encore volumineuses, réparties dans tout le corps cellulaire et pourvues des caractères histochimiques spéciaux qui leur sont propres à toutes les étapes de la karyokinèse. Ensuite elles reprennent le même aspect que dans les gros auxocytes; manifestement plus nombreuses au voisinage immédiat du noyau, elles vont en décroissant de là vers la surface de la cellule (Pl. XV, fig. 150).

L'*idiozome* est généralement situé au voisinage du noyau, mais non en contact avec lui. Sa forme est irrégulière, anguleuse ou stellaire, immédiatement après la télophase, au moment où ce corps se reconstitue (fig. 140). Ensuite il devient moins irrégulier, toutefois sans avoir jamais la forme sphé-

1. Le protoplasma commun paraît homogène dans les préparations où les mitochondries ont été colorées. Dans les préparations où les mitochondries n'ont pas été colorées, l'ensemble du protoplasma paraît plus ou moins grossièrement granuleux : mais il est naturel de rapporter ces granulations vagues et plus ou moins grossières à des mitochondries mal fixées.

La même réflexion peut être faite à propos du protoplasma des auxocytes et des spermies.

rique de l'idiozome des auxocytes. L'hématoxyline ferrique colore souvent dans son intérieur des corpuscules ou des travées irrégulières. Il n'y a pas de discordance entre les observations antérieures (**Lenhossék**, **Duesberg**) et les miennes au sujet de l'idiozome.

Les *corpuscules centraux* (fig. 136, 137) sont représentés par une paire de grains très fins, colorables par l'hématoxyline ferrique, placés au voisinage du noyau, parfois près de l'idiozome. Il est souvent très difficile de les distinguer d'autres grains colorables de la même façon et particulièrement abondants dans le protoplasma des préspermatides.

Contrairement à **Schœnfeld** (1900, p. 86), je n'ai jamais vu les centrosomes *dans* l'idiosome, je crois qu'ils en sont toujours indépendants.

Les *corps chromatoïdes*, vus pour la première fois par **Lenhossék**, généralement multiples pendant les premiers temps de l'existence de la cellule, se réduisent toujours à un seul. Ce corps, volumineux et de forme irrégulière (fig. 140), siège en un point quelconque, au voisinage du noyau. Il est fortement colorable par la safranine, l'hématoxyline ferrique etc., surtout dans les coupes provenant de pièces chrômées.

Pour **v. Ebner** (1899) et **Duesberg** (1908-2, p. 29) le corps chromatoïde des préspermatides tirerait son origine du nucléole de l'auxocyte. C'est une hypothèse qui n'est pas invraisemblable; mais ces auteurs sont dans l'erreur quand ils soutiennent que ce corps chromatoïde n'avait pas d'analogue dans l'auxocyte.

§ II. — Karyokinèse des préspermatides.

1. *Phénomènes nucléaires et figure achromatique.*

La prophase débute par un dépôt de chromatine sur la charpente de linine. Il se forme ainsi des travées étendues d'abord entre deux, puis entre plusieurs nœuds du réseau; l'accroissement de la chromatine débute en plusieurs points, séparément, puis les travées se rejoignent souvent en zigzag, toujours épineuses et reliées les unes aux autres par des filaments de linine (Pl. XV, fig. 142).

Les fragments de cordon chromatique constitués séparément ne se rejoignent pas de manière à former un cordon unique ; mais — fait remarquable — les chromosomes se forment isolément ou par tout petits groupes : de sorte qu'il n'y a pas lieu plus tard à segmentation transversale du filament, sauf peut-être sur quelques points (voir chap. VIII, § V, p. 413).

Lorsque ce processus de la formation des chromosomes est achevé (pl. XV, fig. 143), ceux-ci ont la forme de bâtonnets incurvés en sens divers, presque tous immédiatement sous-jacents à la membrane nucléaire, épineux et reliés entre eux par des fils achromatiques. Leur nombre paraît égal à celui des chromosomes dans les auxocytes.

Les chromosomes deviennent ensuite complètement lisses, et indépendants les uns des autres par suite de la disparition du réticulum de linine. A ce moment, beaucoup d'entre eux sont incurvés en fer à cheval, mais aucun n'a la forme d'un anneau fermé (fig. 144).

A aucun moment je n'ai pu observer de fissuration longitudinale, malgré l'examen attentif de préparations fixées par divers procédés. Mais on voit communément des chromosomes qu'un léger étranglement dans le milieu de leur longueur tend à diviser en deux segments.

A une étape plus avancée du processus karyokinétique, les chromosomes se sont raccourcis et épaissis, de part et d'autre de l'étranglement devenu très accusé (fig. 145). Chacun d'eux ressemble alors à une haltère : les deux boules réunies par un court filament peuvent d'ailleurs occuper l'une par rapport à l'autre des positions diverses, dans la coupe optique du noyau.

A tous les stades on observe nettement des inégalités de grosseur des chromosomes.

La membrane nucléaire disparaît et, pendant un temps, les chromosomes se présentent en désordre dans l'espace nucléaire. Il m'a été impossible de suivre l'écartement des corpuscules centraux et la formation du fuseau.

Le fuseau présente la même succession de formes que pendant la mitose des auxocytes. Son axe s'allonge, jusqu'à la fin de

l'anaphase, de sorte que ses extrémités sont finalement très voisines de la cellule. Je n'ai pas vu d'asters.

Les chromosomes s'appuient sur les fils du fuseau en formant une figure d'abord irrégulière (fig. 146). Ensuite ils se rangent à l'équateur, et leur ensemble, vu de profil, donne l'impression de deux rangées de petites boules (fig. 147). En vue polaire, la plaque équatoriale, plus petite que celle de l'auxocyte, se distingue en outre de cette dernière en ce que son centre est dépourvu de chromosomes; elle a la forme d'un anneau épais, peu régulier.

L'anaphase commence par un étirement, rapidement suivi de la séparation des deux boules de chaque chromosome en haltère. Chaque demi-chromosome avance ensuite vers le pôle correspondant, fréquemment en prenant l'aspect de larme. Entre les deux plaques polaires, le fuseau prend une forme très renflée (fig. 148). Les chromosomes, très serrés, deviennent rapidement indistincts. L'individualisation des cellules filles et l'évolution régressive du fuseau se font comme après la mitose des auxocytes.

Pendant la karyokinèse, la chromatine passe par divers états de chromaticité. Dans les préparations au chrome-hémalun-safranine, elle est lie-de-vin pendant la formation des chromosomes, purement safranophile dès que la membrane nucléaire a disparu, et de nouveau lie-de-vin vers la fin de l'anaphase. Nous la retrouverons purement hématéiniphile dans les spermatides nouveau-nées.

Figure achromatique. — La formation du fuseau n'a été jusqu'ici suivie par personne. — **Schœnfeld** (1900) et **Duesberg** (1908-2) font remarquer avec raison que les asters sont encore moins développés que lors de la mitose des spermatocytes. — **Lenhossék** (1898) et **v. Ebner** (1899) disent que les pôles du fuseau, sont, surtout à la fin de la mitose, très rapprochés de la surface de la cellule. Cela me paraît très exact, malgré les réserves de **Duesberg** (1908-2, p. 40). Il est vrai que chez *Perameles* (Marsupial), **Benda** (1906-2, p. 449) trouve que les pôles du fuseau ont la même position dans la 2e que dans la 1re mitose : peut-être y a-t-il des variations selon les espèces.

2. *Sort des parties cytoplasmiques de la cellule.*

Les *mitochondries* restent éparses dans le corps cellulaire pendant les étapes successives de la karyokinèse. Elles ne montrent qu'à un degré beaucoup moindre les changements de réactions histochimiques que j'ai décrits à propos des auxocytes.

L'*idiozome* disparaît pendant la métaphase, et reparaît dans les spermatides.

Le *corps chromatoïde*, dédoublé en granules souvent inégaux qui se répartissent entre les cellules filles, persiste pendant toute la karyokinèse (fig. 147, 148) (conformément à la description de **Duesberg**, 1908-2, p. 41).

CHAPITRE VIII

THÉORIES ET CONTROVERSES RELATIVES AUX SPERMATOCYTES ET AUX PRÉSPERMATIDES

§ I. — Sur quelques systèmes expliquant la réduction chromatique.

A l'histoire des spermatocytes et des préspermatides — ou, plus généralement, des tétrado- et dyadocytes — se rattachent quelques-unes des questions les plus passionnantes relatives au grand problème de l'hérédité. Ces questions ont toutes ce lien commun qu'elles se rapportent à la morphologie et à l'évolution des éléments chromatiques du noyau, substratum (exclusif ou au moins principal) communément reconnu, des propriétés héréditaires.

Dans ce mémoire avant tout descriptif et monographique, je ne puis donner à leur examen l'ampleur qu'elles mériteraient; mais je ne puis non plus me dispenser de les traiter, car en définitive le principal intérêt des descriptions réside justement dans l'application qu'on en doit faire aux problèmes de la physiologie. J'examinerai donc ces questions générales, dans

la mesure où elles touchent aux faits que j'ai exposés dans les deux chapitres précédents.

Ce sont les théories régnantes sur la réduction chromatique qui donnent toute leur importance aux questions de l'origine, de la formation, des changements morphologiques successifs et de la répartition des éléments chromosomiques pendant les deux dernières karyokinèses des lignées de cellules sexuelles. A la suite des conceptions spéculatives de **Weismann**, on admit généralement les principes fondamentaux suivants : les propriétés héréditaires des cellules sont représentées par des particules de chromatine; ces particules sont groupées dans les chromosomes de façon telle que ceux-ci ont une symétrie bilatérale; la karyokinèse — seul mode de division admis dans le cours des lignées cellulaires — a pour effet la bipartition égale en nombre, quantité et qualité des particules héréditaires, et leur répartition égale entre les cellules filles; pendant la genèse des cellules sexuelles a lieu une réduction de moitié, à la fois numérique, quantitative et qualitative, de la matière héréditaire; cette réduction est exactement compensée au moment de la fécondation, parce que le mélange de la matière héréditaire des deux pronucléi rétablit le taux primitif. Tous les biologistes, depuis vingt ans, ont eu l'esprit façonné par ces principes.

Des travaux en nombre énorme ont été consacrés à la recherche du mécanisme de la réduction chromatique. Souvent la théorie a marché merveilleusement d'accord avec les faits; parfois aussi les auteurs, cédant à leur imagination, ont forcé les faits à cadrer avec la théorie. Bien des hypothèses explicatives de la réduction sont devenues caduques, et les divergences d'opinion sont encore actuellement considérables. On peut, avec **Korschelt et Heider** (1902) et **Grégoire** (1908), classer de la manière suivante les systèmes principaux qui ont encore des partisans [1].

1. Pour les uns, la réduction du nombre des chromosomes, qui apparaît à la fin de la prophase des spermatocytes, est

1. Je renvoie le lecteur aux publications de **V. Grégoire** : 1904. La réduction numérique des chromosomes et les cinèses de maturation. *La Cellule*, t. XXI: — 1905, *loc. cit.*, p. 311; 1908. *loc. cit.*, p. 312. Le mémoire de 1905 constitue la pre.

réelle et définitive; le matériel chromatique s'est organisé en $\frac{n}{2}$ chromosomes (n étant le nombre des chromosomes dans les cellules somatiques et dans les spermatogonies de l'espèce considérée); pendant chacune des mitoses des spermatocytes et des préspermatides, tous les $\frac{n}{2}$ chromosomes subissent une division longitudinale, comme dans les karyokinèses ordinaires. Ni l'une, ni l'autre de ces deux mitoses n'est réductionnelle; il n'y a pas d'autre réduction objective que la réduction de nombre, et celle-ci est accomplie pendant la prophase des spermatocytes. Telle est l'opinion notamment de **Meves** (1907). **Korschelt et Heider** appellent *enmitotique* ce système.

2. Pour la plupart des auteurs, la réduction qui apparaît à la prophase des spermatocytes n'est qu'apparente. Les « corps chromosomiques » formés à ce moment sont composés chacun de deux chromosomes spermatogoniaux conjugués, mais distincts. Les n chromosomes spermatogoniaux sont tous individuellement présents à la fin de la prophase spermatocytaire, mais ils sont associés deux à deux en $\frac{n}{2}$ paires ou *gemini* (cette expression est de **Moore et Embleton**, 1906). La dissociation de ces gemini a lieu pendant les mitoses spermatocytaire ou préspermatidaire : l'une au moins de ces mitoses est donc réductionnelle. Les uns soutiennent que la mitose réductionnelle est la seconde : *système postréductionnel*; les autres, que c'est la première : *système préréductionnel* (ces expressions sont de **Korschelt et Heider**).

Mais comment s'accomplit la conjugaison des n chromosomes

mière partie d'une vaste revue des faits connus relatifs aux cinèses « réductionnelles » dans les deux règnes, composée dans le but d'accorder ces faits avec une théorie générale de la réduction chromatique. La deuxième partie de cette revue n'a pas encore paru.

On trouvera dans l'important mémoire de **J. Maréchal** (1906) beaucoup de données relatives au *synapsis* en général, à la *valeur* et à la *permanence des chromosomes*, etc., données qu'il m'était impossible de reproduire et de discuter ici.

J. Maréchal, Sur l'oogénèse des Sélaciens et de quelques autres chordates. Premier mémoire : morphologie de l'élément chromosomique dans l'ovocyte I, chez les Sélaciens, les Téléostéens, les Tuniciers et l'Amphioxus. *La Cellule*, . XXIV. 1er fasc., 239 p. et 11 planches.

spermatogoniaux en $\frac{n}{2}$ gemini? Les auteurs se partagent entre deux opinions principales. Pour les uns (exemple : **Farmer et Moore**, 1905), les chromosomes spermatogoniaux se conjuguent *bout à bout* et se replient ensuite, de manière à se présenter côte à côte. Pour les autres (exemples : **v. Winiwarter, Grégoire**, les **Schreiner, Janssens**, etc.), les chromosomes spermatogoniaux se conjuguent *parallèlement*. Dans les deux manières de voir, la conjugaison des chromosomes aurait lieu pendant le synapsis.

J'exposerai avec quelques détails le système ingénieux et séduisant de la réduction par conjugaison parallèle des chromosomes dite *préréduction zygotènique* (**Grégoire** 1908), en m'aidant du schéma ci-joint (fig. 32).

Soit A une spermatogonie à quatre chromosomes (noir, blanc, strié, pointillé), au stade spirème. Pendant la karvokinèse suivante (dernière mitose spermatogoniale), ces quatre chromosomes vont être séparés, puis chacun subdivisé longitudinalement, de telle sorte qu'on les retrouvera dans les spermatocytes nouveau-nés. Au début de la prophase du spermatocyte, les quatre chromosomes s'orientent dans le noyau, d'une certaine façon (B. stade du « bouquet » d'**Eisen**, synapsis, centrotaxie de **Winiwarter et Saintmont**). Ils commencent à s'accoler deux à deux suivant leur longueur (C).

Lorsque cette « conjugaison parallèle » est achevée (D), les quatre chromosomes sont « apparemment réduits » à deux gemini : noir strié, blanc pointillé. Le spirème, déjà épaissi par cette conjugaison, s'épaissit encore (E) par raccourcissement. Entre les deux conjoints de chaque chromosome apparait (F) une fente longitudinale, qui les écarte par le milieu, tout en les laissant soudés par une de leurs extrémités ou par les deux (G). A la métaphase du spermatocyte (H), les gemini se disposent de telle sorte que le plan équatorial de la figure de division passe par les points de soudure des conjoints : l'anaphase va donc dissocier ces derniers dans chaque paire. Pendant cette anaphase (I), une fissuration longitudinale divise chaque chromosome en deux moitiés semblables : cette fissuration longitudi-

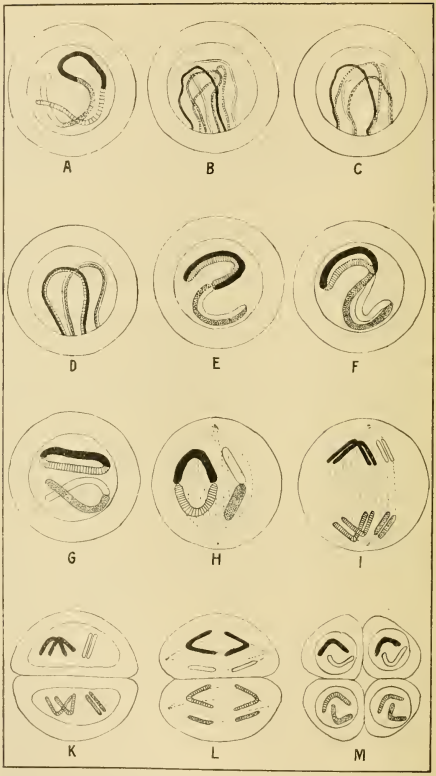


Fig. 32. — Schéma du système de réduction chromatique par conjugaison parallèle des chromosomes (préréduction zygoténique). D'après Gréégoire (1908), un peu modifié. Voir le texte.

nale précoce, et qui persiste pendant la courte intercinèse (K), appartient en réalité à la division des préspermatides. Celle-ci (L) s'accomplit comme une mitose ordinaire. En définitive (M) chacune des quatre spermatides ne possède que deux chromosomes spermatogoniaux au lieu de quatre. Ainsi s'est réalisée la triple réduction de nombre, de qualité et de quantité.

D'après ce système : la réduction prophasique n'est qu'apparente, — la mitose réductionnelle est la première, — la deuxième mitose est équationnelle, — les fentes longitudinales qui apparaissent l'une à la première prophase, l'autre à la première anaphase ont une signification bien différente : la fente prophasique sépare l'une de l'autre deux chromosomes spermatogoniaux, la seconde double ou divise un chromosome spermatogonial.

Ce système élégant de réduction chromatique concorde avec certains faits observés chez des animaux (Anamniotes et Invertébrés) et chez des plantes. Les autres systèmes (préréduction par conjugaison bout à bout, postréduction) concordent avec certains autres faits. Chez les Mammifères et particulièrement chez le Rat, trouve-t-on des faits concordant avec l'un ou l'autre de ces systèmes? Les hypothèses qui sont à la base de tous les systèmes de réduction chromatique sont-elles légitimées par les faits observés chez les Mammifères et en particulier chez le Rat? Telles sont les questions que je dois maintenant examiner.

§ II. — La question du synapsis.

Chacun sait que, sous le nom de synapsis[1], J. E. S. Moore[2] a décrit pour la première fois en 1895, dans les spermatocytes des Poissons élasmobranches, un stade caractérisé par la tendance du filament chromatique à « se contracter » dans un des hémisphères du noyau, en laissant l'hémisphère opposé libre ou traversé seulement par quelques filaments. Après la première description de Moore, le synapsis ne tarda pas à occuper

1. συν ἅπτειν, rapprocher de, resserrer.

2. Moore (J. E. S.), On the structural changes in the reproductive cells during the spermatogenesis of Elasmobranchs. *Quart. Journ. microsc. Science*, vol. 38, 1895, voir p. 284 et suiv.

l'un des premiers plans de l'actualité en matière de spermatogénèse. De nombreux auteurs en effet le trouvèrent tant dans les spermatocytes que dans les oocytes des animaux, en même temps que d'autres le décrivirent dans la sporogénèse et l'oogénèse végétales : le synapsis apparut dès lors à beaucoup de biologistes comme une étape fondamentale de l'évolution des cellules sexuelles, dans les deux règnes. **Moore** avait indiqué que le synapsis est accompagné de la réduction numérique des chromosomes. Mais l'intérêt du phénomène s'accrut beaucoup, lorsque plusieurs auteurs eurent précisé que c'est *pendant le synapsis* et pour ainsi dire *par son mécanisme même* que s'accomplit la diminution de moitié du nombre des chromosomes, constatable à la karyokinèse suivante : soit que les anses du filament chromatique s'accolent *longitudinalement* deux à deux, comme **v. Winiwarter**[1] en eut le premier l'idée à la suite de ses belles recherches sur l'oogénèse du Lapin, — soit que ces mêmes anses, représentant des chromosomes, se fusionnent *bout à bout* et deux à deux, comme l'a indiqué **Montgomery**[2] d'après ses recherches sur la spermatogénèse du Péripate.

Toutefois il s'en faut de beaucoup que l'accord règne actuellement, non seulement sur la signification du synapsis au point de vue de la réduction numérique des chromosomes, mais même sur l'existence réelle (en tant que processus vital) du tassement du peloton chromatique.

Ce serait sortir du cadre de ce mémoire que de m'étendre plus longuement sur la question du synapsis en général. J'exposerai seulement les données que la spermatogénèse des Mammifères a déjà fournies à cette question; ensuite je montrerai que le synapsis n'est pas simplement un artifice de préparation et j'examinerai la question de son existence chez le Rat.

1. Winiwarter (Hans v.), Recherches sur l'ovogénèse et l'organogénèse de l'ovaire des Mammifères (Lapin et Homme). *Arch. de Biologie*, t. XVII, 1900.

2. Montgomery (Th. H.), The spermatogenesis of *Peripatus* (*Peripatopsis*) *Balfouri* up to the formation of the spermatid. *Zool Jahrb.*, Abt. f. Anat. u. Ontog. Bd. 14, 1900.

A. *Données antérieures relatives aux Mammifères.*

Ainsi que le fait remarquer **Schœnfeld** (1901, p. 44), on trouve dans **Swaen** et **Masquelin** (1883) et surtout dans **Fürst** (1887) des indices non douteux relatifs au synapsis[1]. Si la plupart des auteurs ultérieurs n'ont pas mentionné le phénomène, c'est soit parce qu'ils le considéraient comme une altération artificielle (dans les cas où il est très marqué), soit parce qu'ils choisirent comme objet d'étude le Rat, dont le synapsis est tout au moins rudimentaire et passe facilement inaperçu.

La première description du synapsis dans la spermatogénèse des Mammifères a été donnée par **Schœnfeld** (1901), chez le Taureau. En raison de l'importance de cette question, je crois devoir résumer les données tout à fait particulières de cet auteur sur l'évolution des auxocytes, et rapporter quelques-unes de ses figures (texte, fig. 33).

Le noyau des jeunes spermatocytes du Taureau ressemble d'abord beaucoup au noyau de la spermatogonie, leur mère.

a) Dans une première étape, les croûtelles de chromatine périphériques se résolvent en granulations, qui sont reliées à une masse chromatique centrale par des filaments de linine. On observe une légère rétraction de l'ensemble de la chromatine du côté des corpuscules centraux : début très précoce du synapsis.

b) Au centre du noyau, il y a un amas compact de chromatine, d'où partent dans toutes les directions des filaments, qui aboutissent chacun à un granule chromatique situé sous la membrane (17, texte, fig. 33). Parmi ces filaments, il en est de parallèles, d'autres qui divergent en Y : l'auteur interprète ces images comme des indices de fusion des filaments deux à deux[2].

c) La masse chromatique centrale diminue au profit des granulations périphériques, qui s'accroissent et prennent la forme de corps à quatre lobes (granules quadrijumeaux) (18, texte, fig. 33).

d) Tous les filaments, qui unissaient les granules quadrijumeaux à la masse centrale, disparaissent successivement (19, texte, fig. 33) ; les granules s'accolent à la membrane nucléaire et on les trouve amassés en plus

1. L'objet d'étude de **Swaen et Masquelin** est le Taureau, animal à synapsis très marqué. **Fürst** a étudié les Marsupiaux ; ses figures 1, 6, 8, 37 ne laissent aucun doute sur l'existence d'un synapsis ; mais l'auteur a considéré ce phénomène comme une forme de division des spermatogonies en spermatocytes.

2. C'est ce phénomène que **A. et K. E. Schreiner** ont désigné plus tard par l'expression de *conjugaison parallèle des chromosomes.*

grand nombre dans l'hémisphère nucléaire tourné vers l'idiozome : synapsis typique.

e) Les granules quadrijumeaux s'alignent en séries le long de filaments achromatiques, ébauches du spirème : il se forme ainsi des anses, en rapport par leurs extrémités avec la masse synaptique (20α, texte, fig. 33). Ensuite les filaments s'épaississent peu à peu.

f) Le noyau contient dans l'un de ses hémisphères, tourné vers l'idiozome, un amas dense, indéchiffrable, constitué par un filament unique tassé (ainsi qu'on peut le voir dans les noyaux artificiellement dissociés). Dans l'autre hémisphère, clair, on voit quelques anses chromatiques : par

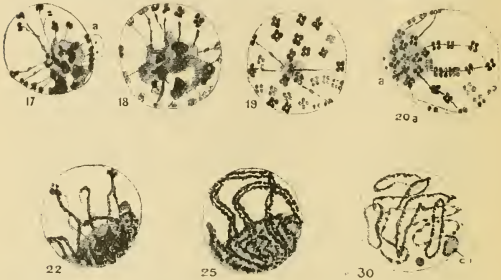


Fig. 33. — Quelques stades de l'évolution des auxocytes du Taureau, d'après Schönfeld (1901). *α*, idiozome et corpuscules centraux ; *c*. *i*, corps intranucléaire de Lenhossék.

leur sommet, elles adhèrent à la membrane nucléaire (au niveau d'un granule quaterne en voie d'effacement), par leurs deux extrémités elles plongent dans la masse synaptique. Un peu plus tard, le sommet des anses se détache de la membrane et flotte librement dans l'hémisphère clair (22, texte, fig. 33). — Parfois toutes les anses se rétractent dans le grumeau synaptique : synapsis total. Peut-être le grumeau renferme-t-il d'autres corps (nucléoles, corps intranucléaire de Lenhossék), mais on ne peut les voir.

g) Le synapsis persiste, mais la texture du grumeau devient moins serrée, et le filament chromatique apparaît moniliforme.

h) Le grumeau synaptique se desserre de plus en plus (25, texte, fig. 33). Le filament apparaît fissuré longitudinalement, et se répartit dans tout l'espace nucléaire.

i) Le long du filament, réparti dans tout l'espace nucléaire, se font les segmentations transversales, d'où résultent les chromosomes en anneaux (30, texte, fig. 33).

En résumé, d'après Schœnfeld, le synapsis du Taureau est un phénomène de longue durée, procédant par alternatives succes-

sives, occupant la plus grande partie de la prophase, jusqu'à la segmentation transversale. Ce n'est pas un stade, mais un état particulier du noyau, dans lequel les anses du filament ne sont pas fusionnées, mais tassées et embrouillées. Cet état serait conditionné par deux facteurs : 1° l'attraction exercée par l'idiozome et le diplocentre sur le peloton chromatique [1]; 2° la disparition de la charpente achromatique, d'où liberté de déplacement pour les anses du peloton.

Loisel (1901) [2] mentionne le synapsis chez le Chien.

Felizet et Branca (1902) [3] ont constaté son existence dans l'espèce humaine et chez divers Mammifères; **Branca** (1904, voir la figure 20 de son travail) [4] a fait la même constatation chez les Lémuriens.

A. et K. E. Schreiner (1904, p. 373; 1906-2, p. 462) [5] qui, après **Schœnfeld**, ont étendu aux Mammifères la théorie de la réduction numérique des chromosomes par accolement longitudinal des anses du filament chromatique, pendant le synapsis (ou à un stade correspondant au synapsis), n'expriment cepen-

1. Dans une communication préliminaire, **Schœnfeld** (1900, p. 81) dit au contraire que la sphère attractive est située en regard de l'hémisphère clair du noyau. — Que penser de cette contradiction?

2. Loisel (G.), Influence du jeûne sur la spermatogénèse. *C. R. Soc. Biologie*, 27 juillet 1901, p. 836.

L'examen des observations de **Loisel** (1902), sur le synapsis chez les Oiseaux, ne rentre pas dans le cadre de ce mémoire.

3. Félizet et Branca, Recherches sur le testicule en ectopie. *Journ. de l'Anat. et de la Physiol.*, 1902.

4. Branca (A.), Recherches sur le testicule et les voies spermatiques des Lémuriens en captivité. *Journ. de l'Anat. et de la Physiol.*, 40e année, 1904 (voir p. 43).

5. **A. et K. E. Schreiner** font une distinction entre l'*orientation polaire des anses chromatiques dans le noyau*, et le *synapsis* au sens de **Moore**. « Qu'un stade synapsis véritable, où toutes limites entre les chromosomes ont disparu, et où leurs différentes substances se séparent, comme **Strassburger** et ses collaborateurs l'enseignent, existe réellement dans les cellules vivantes, cela nous paraît non démontré et invraisemblable. » Un tel état ne s'observe que dans les mauvaises préparations (chez *Tomopteris*, *Salamandra*). Mais l'orientation polaire des anses chromatiques, accumulées presque complètement dans une moitié du noyau, est au contraire un phénomène réel, observable dans les cellules vivantes (les auteurs ont fait cette constatation chez la Myxine).

A. et K. E. Schreiner, Neue Studien über die Chromatinreifung der geschlechtszellen. I. Die Reifung der männlichen Geschlechtszellen von *Tomopteris onisciformis*, *Arch. de Biol.*, t. 23, 1906, voir p. 39).

Plutôt que d'admettre deux choses différentes, l'une réelle (orientation polaire), l'autre artificielle (synapsis), il me paraît plus logique de penser que les phénomènes de dissymétrie dans le contenu nucléaire sont de même nature, et que leurs modalités et leur intensité varient beaucoup selon les espèces considérées.

dant aucune opinion explicite au sujet du synapsis des Mammifères, dans les courts passages de leurs publications où il est question de ces animaux.

Farmer et Moore (1905, p. 542) ne donnent pas d'indications sur le synapsis proprement dit des Mammifères, mais seulement quelques très brèves données relatives à la formation des chromosomes dans la « phase prémaïotique » (Souris, Rat, Homme), sans aucune description.

Le mémoire de **Moore et Walker** (1906) est plus explicite.

Les recherches de ces auteurs ont porté sur les spermatocytes du Cobaye. Les noyaux, immédiatement au début de la prophase, contiennent plusieurs pièces chromatiques relativement lumineuses, d'où partent, comme de centres, les filaments du réticulum nucléaire : ce sont les « chromatic centres ». Le nombre des « chromatic centres » est inconstant, et chacun d'eux est formé par l'accolement de 1 à 5 parties; mais, en général, il y aurait dans chaque noyau 8 « chromatic centres », chacun formé de deux parties accolées.

Dans un stade suivant, les « chromatic centres » et la majeure partie des filaments chromatiques se rassemblent dans l'hémisphère du noyau adjacent à l'idiozome et aux corpuscules centraux : c'est le synapsis. De la masse synaptique partent des filaments, qui traversent à la manière de boucles l'hémisphère clair du noyau. Les extrémités de ces filaments en boucles sont soudées aux « chromatic centres », dans la masse synaptique. Chaque « chromatic centre » sert de point de jonction à deux boucles. Il y avait 32 chromosomes « prémaïotiques » (spermatogonies, cellules somatiques); il y a 16 boucles, et 8 « chromatic centres »; chaque boucle correspond donc à une paire de chromosomes spermatogoniaux conjugués bout à bout.

Aux stades suivants, la masse synaptique se desserre et occupe tout l'espace nucléaire; les boucles devenues les chromosomes bivalents ou « gemini hétérotypiques », s'isolent les unes des autres et montrent un dédoublement longitudinal.

En résumé, **Moore et Walker** décrivent un synapsis, dans les spermatocytes du Cobaye, et font jouer un rôle essentiel, dans l'élaboration des chromosomes bivalents, à des corps chromatiques spéciaux qui sont peut-être les homologues des « corps différenciés du filament chromatique » que j'ai décrits chez le Rat.

Ces auteurs disent avoir observé des faits analogues, susceptibles de la même interprétation générale, dans dix autres espèces de Mammifères. Ils ne citent pas le Rat, bien que nous sachions que **Moore** en a étudié la spermatogénèse! La description, d'ailleurs tout à fait insuffisante, que donnent **Moore et Walker** des processus chromatiques qui accompagnent la prophase des auxocytes, chez le Cobaye, me laisse extrêmement sceptique sur l'interprétation qu'ils proposent; mais, en l'absence d'observations

personnelles sur le même objet d'étude, les critiques que je pourrais formuler manqueraient de portée. Je dirai seulement que, chez le Rat, à part l'identification vraisemblable des « chromatic centres » avec mes « corps différenciés du filament chromatique », on n'observe rien autre d'analogue aux phénomènes décrits chez le Cobaye par **Moore et Walker.**

L'opinion de **Benda** (1905, p. 103; 1906-1, p. 424; 1906-2, p. 447) est très intéressante, et me paraît avoir été inexactement rapportée par **Duesberg** (1908-2, p. 24). A propos des Monotrèmes, **Benda** (1906-1) représente et décrit des spermatocytes qui — ainsi qu'il le reconnaît lui-même — correspondent au synapsis des auteurs. Au stade que **Benda** désigne par C_3, « toute la chromatine se trouve en un amas extrêmement épais, où l'on ne peut reconnaître aucune structure. Seul ce fait, que des bords de l'amas partent de petites anses formées d'un filament chromatique fin et homogène, peut faire conclure que tout l'amas est formé d'un feutrage épais de filaments chromatiques pelotonnés (peut-être d'un filament unique), englobant quelques nucléoles. *Dans les endroits bien conservés* [1], on rencontre constamment des filaments achromatiques délicats, qui atteignent la périphérie du noyau après avoir traversé un espace libre entourant l'amas chromatique, *espace sûrement rempli de liquide à l'état frais* [1]. A la périphérie du noyau, il n'y a pas de membrane nucléaire nette.... Au stade suivant (C_4), on voit partir du feutrage indéchiffrable de chromatine des anses filamenteuses de plus en plus nombreuses, qui se développent dans l'espace nucléaire, jusqu'à ce que (stades C_5 et C_6) le peloton ait étalé son filament chromatique fin à peu près régulièrement. »

Mais ce n'est pas, comme le dit ensuite **Benda**, son stade C_5, mais bien son stade C_3 qui correspond au synapsis dont il donne une si intéressante description.

Les points sur lesquels il s'écarte de **Schœnfeld** sont, d'après **Benda** lui-même, les suivants : *a*) il n'y a pas de corps en tétrades dans les spermatocytes, ni chez le Taureau ni chez aucun autre animal; *b*) la situation périphérique du grumeau

1. Non souligné dans l'original.

chromatique n'est pas constante ; le plus souvent le grumeau est situé au centre du noyau; on peut quelquefois le voir à la périphérie, mais cette situation est généralement artificielle, résultant de la déchirure des fins filaments qui suspendent le grumeau à l'intérieur du noyau; *c*) en tout cas la « sphère » et le diplocentre ne sont pour rien dans l'orientation du grumeau synaptique.

Pour **Benda**, le synapsis n'est pas un déplacement passif de la chromatine sous l'influence de la « sphère », mais une phase de l'augmentation et du bourgeonnement du filament chromatique (eine Phase der von weningen Centren ausgehenden Chromatinanreichung und Ausspriessung der Chromatinfäden), et surtout un ratatinement (Verklumpung) du peloton finement filamenteux des premiers stades, influencé par l'action des réactifs.

Il résulte du passage que j'ai cité plus haut que **Benda** considère le synapsis comme un phénomène naturel, pouvant être artificiellement exagéré par l'action des fixateurs. Il a donc atténué (1906-1) l'opinion absolue qu'il avait primitivement émise (1905).

D'après **van Mollé** (1907, p. 265) il y a un synapsis chez l'Écureuil. Mais, conformément aux vues de son maître **Janssens**[1], l'auteur tend à le considérer comme artificiel et causé par l'action « coagulante » des réactifs fixateurs. A un moment où tous les chromosomes[2] sont pour ainsi dire attachés par les deux bouts à la membrane du noyau, du côté de la sphère, et où cette attache détermine un point fixe, la « contraction » des anses chromatiques sous l'influence des réactifs déterminerait la soudure des filaments fins et enchevêtrés.

L'opinion de **Duesberg** (1908) nous est précieuse, car elle est appuyée précisément sur l'objet même de la présente étude,

1. **Janssens** a fondé son opinion sur l'étude du testicule des Amphibiens (depuis 1902).

« Comme dans le Triton, disent recemment **Janssens et Willems** (La spermatogenèse dans l'*Alytes obstetricans*. *La Cellule*, t. XXV, 1908, p. 155), le synapsis ne se manifeste que dans les objets *imparfaitement* fixés. **Meves** et bien d'autres auteurs sont d'accord avec nous pour éviter d'employer ce mot ambigu de synapsis, qui ne correspond à aucune réalité bien définissable... Dans les objets mal traités, toute une série de phénomènes des plus importants est masquée par ce grumeau indéchiffrable... »

2. Au sujet de l'emploi incorrect du mot chromosome, voir. chap. VIII, § VI, p. 414.

sur le Rat. « A aucun moment, dit-il, il n'existe chez le Rat de synapsis ou d'attraction de la masse de chromatine par l'appareil diplocentrique » (1908-2, p. 22). Il est de fait qu'aucun des nombreux auteurs qui ont étudié la spermatogénèse du Rat — je citerai particulièrement **Lenhossék** (1898) et **v. Ebner** (1899), parce qu'ils ont fait les meilleures et les plus récentes observations sur les spermatocytes de cet animal — n'a mentionné le synapsis. Seul **Schœnfeld** (1901, p. 44, 45) affirme que le synapsis existe chez le Rat, mais peu marqué et comme latent. Or **Duesberg** contredit formellement cette affirmation. Il vient (1909) de réitérer sa négation formelle; il déclare encore, contre **v. Winiwarter et Sainmont** (1909)[1], que le synapsis est, dans les objets où on le rencontre (car il n'est pas constant), artificiel; il ajoute que, dans le testicule du Cobaye, le synapsis se montre ou ne se montre pas selon qu'on considère un point de l'organe plus ou moins éloigné de la surface par laquelle a pénétré le fixateur. Il se rallie donc entièrement à la manière de voir de **Meves**[2], pour lequel le synapsis est toujours artificiel et dénote une mauvaise fixation, et qui consent seulement à admettre ce fait : c'est que, à un certain moment de leur évolution, le contenu nucléaire des spermatocytes et des oocytes se laisse ratatiner avec une extraordinaire facilité.

B. *Critique et opinion personnelle.*

Voici donc deux conceptions opposées : le synapsis est un phénomène vital, ou c'est le résultat de l'action nocive des réactifs.

Il me paraît certain que les réactifs fixateurs sont capables non point de créer le synapsis artificiel, mais d'exagérer, plus ou moins selon les cas, le synapsis préexistant. C'est d'ailleurs là l'opinion de l'auteur même de la découverte du synapsis. **Moore**[3] dit en effet que la « contraction synaptique » n'est pas

1. V. Winiwarter et Saintmont (G.), 1909, *loc. cit.*, p. 322.
2. Fr. Meves, Die Spermatocytenteilungen bei der Honigbiene (*Apis mellifica* L.) nebst Bermerkungen über Chromatinreduktion. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. 70. Voir p. 444 et suiv. ce qui a trait au synapsis.
3. Moore (*loc. cit.*, p. 381), p. 285.

aussi marquée quand les cellules ont été fixées par l'acide osmique, ni dans les parties des pièces qui ont été en contact direct avec le liquide de Flemming; mais que, quoi qu'il en soit de la cause immédiate du phénomène, les cellules montrent, au stade en question et seulement à celui-là, une remarquable tendance à la « contraction » de leur chromatine.

Mais doit-on admettre, avec **Meves**, que tout synapsis est une rétraction artificielle provoquée par les réactifs, dans des noyaux prédisposés à cette rétraction par des circonstances sur lesquelles cet auteur ne s'explique pas? Telle n'est pas mon opinion. Je crois que, sur ce point comme sur beaucoup d'autres en matière de spermatogénèse, il faut bien se garder de formuler un jugement général d'après l'observation de quelques cas particuliers : c'est pourtant dans ce défaut que paraissent être tombés les auteurs qui nient en général le synapsis. De ce que le phénomène en question paraît ne pas exister chez la Salamandre et le Rat, on n'a pas le droit de conclure qu'il n'existe sûrement pas chez le Cobaye, l'Homme, etc., et que les préparations qui le montrent sont — *ipso facto*, diraient presque certains auteurs — mauvaises.

Si, en effet, on traite par les mêmes réactifs fixateurs un testicule de Rat et un testicule de Lapin, comme je l'ai fait, on constate que — à de minimes différences près — un synapsis toujours très marqué existe chez le Lapin, tandis que le Rat semble n'en point avoir. Peut-on prétendre que, vis-à-vis des mêmes réactifs, le testicule du Lapin et celui du Rat se comportent si différemment que le premier est toujours mal fixé alors que le second l'est toujours très bien? On le peut d'autant moins que — mis à part le stade synaptique des auxocytes — les éléments de la lignée spermatique du Lapin sont aussi bien fixés que ceux du Rat. Il faut donc reconnaître que la susceptibilité spécifique aux fixateurs n'explique que très insuffisamment de telles différences et qu'il existe réellement un synapsis, *variable selon les espèces d'animaux*.

C'est l'observation des cellules vivantes, qui démontrera dans chaque cas particulier la réalité du synapsis, et qui permettra de faire la part exacte de ce qui est phénomène vital, par rapport

à l'exagération artificielle de celui-ci[1]. En tout cas le seul fait que le phénomène en question — même en admettant qu'il soit exagéré par les réactifs — est presque exclusivement particulier aux tétradocytes des deux règnes, est digne d'attirer l'attention, il est logique d'attribuer à ce phénomène une grande importance.

Les faits que j'ai décrits dans les auxocytes du Rat (tassement minime du peloton chromatine dans un hémisphère opposé au corps de Lenhossék, proéminence de l'hémisphère nucléaire correspondant à ce corps, espace libre très évident entre le peloton tassé et le corps de Lenhossék) sont de vérification constante et facile; l'un deux (espace libre), bien vu par **Lenhossék**, n'a pas complètement échappé à **Duesberg**. Ce ne sont assurément pas des images artificielles. Mais est-il juste d'homologuer ces faits au synapsis d'autres Mammifères? Je reconnais que cette opinion, au premier abord vraisemblable, ne pourra être définitivement assise qu'après une étude comparative des stades correspondants dans d'autres espèces, par les mêmes méthodes que j'ai employées chez le Rat. Contre cette homologation se présentent les arguments suivants :

a) Les phénomènes synaptiques seraient relativement tardifs chez le Rat. Tandis que, chez d'autres Mammifères (le Taureau, par exemple), ils débutent à un stade où le filament chromatique est en voie de formation et encore très fin, chez le Rat au contraire ils ne sont nets que lorsque le filament est déjà gros. Il n'y a pas de synapsis, chez le Rat, aux stades où ce phénomène est le plus accusé chez d'autres animaux.

b) Il n'y a pas lieu de douter de l'exactitude des observations d'auteurs comme **Schœnfeld**, les **Schreiner**, **v. Winiwarter**, etc., qui ont vu le centre du tassement synaptique en rapport de situation avec la « sphère » et les corpuscules centraux, chez des animaux appartenant aux groupes les plus divers.

« Ce qui est surtout frappant, dans le synapsis, — disent

1. Plusieurs botanistes ont constaté l'existence du synapsis dans les cellules végétales (tétradocytes) vivantes. Une observation analogue a été faite par **Vejdowsky** (*Neue Untersuchungen über die Reifung und Befruchtung*, Prag. 1907, p. 10) pour les tétradocytes de *Fridericia hegemon* (famille des Enchytréides, Annélides oligochètes).

v. Winiwarter et Sainmont, à propos des oocytes du Chat — c'est la corrélation entre la chromatine et l'idiozome: celui-ci exerce une véritable attraction sur les filaments; ils convergent toujours vers le point où l'idiozome s'applique contre la membrane nucléaire... On n'a jamais décrit de synapsis où la chromatine fût ramassée au pôle opposé du noyau.

« Nous ne savons guère de quelle nature est cette influence dont nous constatons seulement les effets; mais elle est si caractéristique... qu'elle mérite d'être désignée d'une façon précise. Nous proposons de lui réserver le terme de *centrotaxie* (ordonnance, orientation vers le corpuscule central ou la sphère). »

Or chez le Rat, il n'y a aucune relation topographique entre la « sphère » et les phénomènes de dissymétrie structurale observables à l'intérieur du noyau : il n'y a pas de centrotaxie.

c) Les anses du peloton chromatique légèrement tassé, chez le Rat, ne présentent pas du tout l'ordonnance en bouquet décrite à la phase synaptique chez de nombreux animaux.

d) On n'a pas signalé (à ma connaissance) chez les animaux à synapsis typique, une ordonnance du peloton synaptique par rapport à un corps comparable au corps de Lenhossék du Rat.

Pour toutes ces raisons, l'assimilation des phénomènes de dissymétrie structurale observés chez le Rat, avec le synapsis des autres animaux, ne peut être considérée que comme une hypothèse provisoire.

« Du reste — disent encore v. Winiwarter et Sainmont — il est parfaitement admissible que le synapsis ne soit pas accentué de la même façon chez tous les animaux et plantes, indistinctement. Cela dépend, selon nous, du volume du noyau et de la quantité de chromatine qu'il renferme. Ainsi dans les spermatocytes du Chat, cette forme revêt l'aspect du synapsis abrégé. » Nos recherches démontrent tout au moins que cette supposition de v. Winiwarter et Sainmont, au sujet de la *variabilité du synapsis* est parfaitement justifiée. Il est possible aussi — et de nouvelles recherches comparatives permettront de résoudre ce problème — que le synapsis et la centrotaxie ne soient absolument pas représentés chez le Rat. Il resterait alors à trouver

le phénomène commun à toutes les espèces, dont le synapsis et la centrotaxie ne seraient qu'une manifestation, la plus habituelle.

§ III. — La conjugaison des chromosomes.

Ce sont des faits absolument acquis : 1° que le *nombre* des chromosomes est réduit de moitié[1] dans les dernières karyokinèses de la lignée spermatique, 2° que cette réduction numérique s'effectue pendant la prophase (période d'accroissement) des auxocytes.

L'idée la plus simple qu'on puisse se faire de la réduction numérique des chromosomes est celle-ci : en conséquence de causes encore ignorées, le filament chromatique des auxocytes, au lieu de se segmenter transversalement en n chromosomes (n étant le nombre habituel dans les karyokinèses de l'espèce animale considérée), se segmente en $\frac{n}{2}$ chromosomes. Telle est l'idée émise par **Brauer** (1892) et à laquelle se tient **Meves**[2]. Je m'y rallie entièrement. Une conception aussi simple, et préju-

1. On ne peut toutefois considérer comme rigoureusement établi, ni que le nombre des chromosomes pour une espèce déterminée est invariable dans les cellules somatiques, ni que le taux de la réduction de ce nombre dans les tétradocytes est exactement de moitié. Les faits relatifs au nombre des chromosomes ne me paraissent pas être des vérités mathématiques, comme on a généralement tendance à le croire, mais seulement des approximations. Que dans certains cas, particulièrement lorsque les chromosomes sont en petit nombre, on ait pu s'assurer que ce nombre est constant, et que la réduction est exactement de moitié, cela n'est pas contestable. Mais dans beaucoup d'autres cas, il est évident que le raisonnement par induction a tenu lieu d'exactitude, et que la vérité obligerait à dire : le nombre des chromosomes est *en moyenne* de..., ou bien *varie de tel chiffre à tel autre*.

Rien ne démontre mieux l'insuffisance de nos notions sur le nombre des chromosomes, et le caractère trop théorique des conceptions actuellement classiques à propos de la réduction numérique, que ce fait constaté par **v. Winiwarter** (1900) dans l'oogénèse du Lapin, vérifié par **v. Winiwarter et Sainmont** (1909) dans l'oogénèse du Chat : *le nombre des chromosomes, dans les oogonies et dans les cellules somatiques est beaucoup plus considérable que le double du nombre des chromosomes dans les oocytes*. Chez le Lapin, ces auteurs ont trouvé 42 chromosomes d'une part, et seulement 10 ou 12, de l'autre; chez le Chat, ils ont trouvé 36 et 12. Ainsi le taux de la réduction numérique dépasserait de beaucoup la moitié.

2. Voir **Meves**, 1897, *loc. cit.*, p. 389 du présent mémoire. Le lecteur trouvera dans ce travail un exposé sommaire, mais assez complet et très clair, de diverses questions controversées se rattachant à l'histoire des auxocytes et des présperm atides et à la réduction chromatique : synapsis, conjugaison des chromosomes, etc.

geant aussi peu des faits encore inconnus, paraît toute naturelle à ceux qui, sans cesser de voir dans la chromatine le substratum matériel de l'hérédité, n'attribuent cependant aux chromosomes que l'importance secondaire d'unités tactiques temporaires [*Manövrirhypothese* de **Fick**[1]]. Mais cette conception ne satisfait pas du tout ceux qui non seulement attribuent aux chromosomes un nombre, une forme et des dimensions rigoureusement déterminés, mais encore les considèrent comme des édifices *permanents*, compliqués, formés de particules toutes différentes au point de vue de leur valeur héréditaire. Pour ces auteurs, qui sont le plus grand nombre, ce ne sont pas des particularités secondaires que la réduction numérique des chomosomes et la manière dont cette réduction s'accomplit : ce sont les faits les plus considérables de la formation des cellules sexuelles; et c'est pourquoi on s'est évertué à chercher des mécanismes en rapport avec de si hautes significations.

La conception la plus en faveur actuellement, au sujet du mécanisme de la réduction numérique des chromosomes, est celle-ci : pendant les premières étapes de l'existence des auxocytes, à un moment correspondant au synapsis ou à « l'état synaptiforme » du noyau, il se fait un fusionnement deux à deux des chromosomes de la division précédente. Pour quelques auteurs, les chromosomes se souderaient bout à bout (procédé indiqué par **Montgomery**); pour les autres, ils s'accoleraient longitudinalement (procédé indiqué par **v. Winiwarter**). Je m'en tiendrai aux données déjà fournies par l'étude des Mammifères.

Le fusionnement bout à bout des chromosomes est soutenu, chez les Mammifères, par **Farmer et Moore** (1905) et **Moore et Walker** (1906).

Au sujet de l'accolement longitudinal des chromosomes — interprétation indiquée pour la première fois par **v. Winiwarter** (1900) à propos des oocytes du Lapin et de l'Homme — il existe, relativement aux Mammifères des données de **Schœnfeld** (1901), **A. et K. E. Schreiner** (1904, 1906-1), **van Mollé**

1. Au sujet de la signification des chromosomes et de la matière héréditaire, voir particulièrement : **R. Fick**, Vererbungsfragen, Reduktions- und Chromosomen-hypothesen, Bastardregeln. *Ergebn. der Anat.-und Enwickl.*, paru en 1907; Ueber die Vererbungssubstanz. *Arch. f. Anat. u. Physiol.*, 1907.

(1907) et **Janssens** (1909) : mais ces données sont tout à fait rudimentaires et imprécises.

Schœnfeld (1901) a vu dans les auxocytes du Taureau, au début de la phase synaptique, des filaments nucléaires grêles, bifurqués en Y. Il rapproche ce fait de ceux observés par **v. Winiwarter**, et rappelle l'opinion de cet auteur, à savoir qu'il s'agit peut-être là d'un phénomène de rapprochement, puis de fusion entre deux anses du filament chromatique. **Meves** (1907, p. 463) exprime l'avis que le phénomène vu par **Schœnfeld** est accidentel, et qu'il n'est pas homologue aux faits décrits avec plus de détails et de précision par d'autres auteurs, notamment par les **Schreiner**, dans d'autres espèces.

L'opinion de **A. et K. E. Schreiner** sur la réduction chromatique par conjugaison parallèle des chromosomes résulte principalement de leurs beaux travaux relatifs à *Myxine glutinosa* (Cyclostome) et surtout à *Tomopteris onisciformis* (Annélide polychète), mais ils l'ont aussi vérifiée ou étayée sur *Spinax niger* (Sélacien), la Salamandre, *Ophryotrocha puerilis* (Polychète), *Enteroxenos Œstergreni* (Gastéropode parasite) et *Zoogonus mirus* (Ver trématode). Relativement aux Mammifères, ils s'expriment ainsi (1904, p. 573) : « Nos propres préparations de testicules de Souris et d'Homme nous ont montré, en ce qui concerne le stade synapsis, une si étroite concordance avec les faits que nous avons rencontrés chez les Cyclostomes et les Sélaciens, que, sans aucun doute pour nous, les processus sont les mêmes chez les Mammifères que dans ces autres groupes. » Et plus tard (1906-2, p. 462) : « Nous avons fait des observations analogues dans les spermatocytes du Chat et du Lapin. En opposition avec les données contradictoires de **Farmer et Moore** (1905) sur le cours des processus réductionnels chez l'Homme et les Mammifères, nous affirmons que, chez tous les Mammifères étudiés par nous, les anses bivalentes d'où par fissuration longitudinale proviennent les chromosomes hétérotypiques de la première division maturative, se sont formées par conjugaison parallèle de deux minces filaments. » Plus récemment **A. et K. E. Schreiner** (1908, p. 3) ajoutent le Rat à la liste des Mammifères sur lesquels ont porté leurs observations.

En l'absence de descriptions et de figures, je ne puis porter un jugement détaillé sur l'opinion de **A. et K. E. Schreiner** relative aux Mammifères.

Quant à la discussion qu'ils ont eue récemment [1] avec **Goldschmidt**, **Fick** et **Meves** — discussion dont l'objet était principalement l'interprétation des filaments chromatiques parallèles ou doubles, dans les spermatocytes de Vertébrés inférieurs et d'Invertébrés — je puis d'autant moins prendre parti fermement que je ne connais par moi-même aucun des objets d'étude en litige. Il me semble, comme à **Meves**, que l'exactitude de l'interprétation de **A. et K. E. Schreiner** (fusion de filaments primitivement distincts, et non pas fissuration précoce d'un filament primitivement unique) dépend de la bonne sériation des stades observés et dessinés. Mais je ne vois pas de raisons de douter de l'exactitude de leur sériation et j'accepterais volontiers, contrairement à leurs contradicteurs, la fusion latérale de filaments chromatiques. Néanmoins je considère comme une autre hypothèse que l'accolement parallèle en question, même parfaitement réel, joue un rôle dans la réduction numérique des chromosomes, et je ne trouve pas que les **Schreiner** aient apporté en sa faveur des arguments suffisants. Il faudrait en effet démontrer : 1° que les filaments qui s'accolent longitudinalement sont exactement les chromosomes de la dernière karyokinèse des spermatogonies, 2° que les filaments plus épais après la fusion sont exactement les chromosomes de la prochaine division des spermatocytes. Or je ne crois pas du tout à la permanence des chromosomes d'une division à l'autre. Je considère comme plus vraisemblable que l'accolement latéral de filaments deux à deux est un cas particulier de l'accroissement du spirème, sans rapport fondamental avec la réduction chromatique.

Benda a vu, chez les Monotrèmes (1906-1, p. 425) et les Marsupiaux (1906-2, p. 447), au stade synapsis, des filaments chromatiques parallèlement disposés : mais il lui est impossible d'interpréter cela comme fusionnement collatéral de chromosomes, aboutissant à la réduction numérique.

Van Mollé (1907, p. 262, 264) décrit dans les spermatocytes de l'Écureuil la conjugaison parallèle d'anses leptotènes, lesquelles se fusionnant deux à deux deviennent des anses pachytènes : tel est, dit-il simplement, le mécanisme de la réduction numérique des chromosomes.

1. Voir, pour les indications bibliographiques : A. et K. E. Schreiner, Gibt es eine parallele Konjugation der Chromosomen? Erwiderung an die Herren Fick, Goldschmidt und Meves. *Videnskabs-Selskabets Skrifter*, 1. Math.-naturv. Klasse, 1908. — R. Fick, Zur Konjugation der Chromosomen, *Arch. f. Zellforschung*, Bd. I, 1908.

Janssens[1] s'exprime ainsi : « nous avons nous-mêmes vu dans les noyaux pachytènes[2] du Rat des figures analogues [à d'autres figures interprétées comme conjugaison parallèle] dont les dessins sont prêts depuis plus d'une année. » Le mémoire ainsi annoncé, n'a pas encore paru, à ma connaissance du moins.

V. Winiwarter et Sainmont (1909) viennent de retrouver dans les oocytes du Chat les accolements longitudinaux de filaments chromatiques découverts dans les oocytes du Lapin par **v. Winiwarter** (1900). Il me paraît incontestable, d'après les figures que ces auteurs donnent, qu'on ne peut objecter à leur interprétation une erreur de sériation des stades, et les accuser de prendre à tort pour un phénomène d'accolement de deux filaments grêles primitivement distincts, la fissuration d'un filament épais jusqu'alors indivis. « La réduction numérique des chromosomes est donc, disent-ils, le résultat d'un *accolement latéral, suivi d'une véritable fusion*. La réapparition des filaments doubles équivaut à une vraie division longitudinale... Seulement, puisque cette division s'effectue sur un cordon double en puissance, elle ne peut évidemment pas être remise au même niveau qu'une division longitudinale ordinaire. Nous ne croyons pas, du reste, que les éléments séparés de la sorte correspondent aux cordons primitifs : rien n'est moins certain que la place de cette division corresponde avec le point d'accolement... C'est pendant cette union que s'opéreraient les échanges entre les chromosomes constituants ». **V. Winiwarter et Sainmont** proposent le terme de *myxochromosomes*, pour désigner les chromosomes formés par accolement et fusion (synmixis d'**Hacker**, 1907).

Quant à moi, qui ai fait des spermatocytes du Rat une étude minutieuse, je suis de l'avis de **Duesberg** (1908-2; 1909-2, p. 4) : il n'y a pas la moindre trace, chez cet animal, de conjugaison parallèle de filaments chromatiques, à aucun moment. Voici l'explication que cet auteur propose : « C'est le parallélisme des filaments chromatiques, dit-il, qui donne aux spermatocytes, dans certains objets, un aspect particulier et produit ces images qui ont été interprétées comme un fusionnement latéral de chromosomes. » Ce parallélisme est lui-même dû à

1. Dans Janssens et Willems, 1909, note p. 156 (*loc. cit.*, p. 388 du présent mémoire).

2. On sait que les mots leptotène, pachytène... sont ceux par lesquels **v. Winiwarter** désigne les états successifs du noyau des oocytes du Lapin. Ces mots ont passé dans l'usage courant, pour les descriptions des tétradocytes ayant un stade synaptique caractéristique. **Schœnfeld** les a employés dans sa description des auxocytes du Taureau. Mais, chez le Rat, ces mots ne correspondent à rien qui soit nettement défini, et c'est pourquoi je ne les ai pas employés (voir plus haut, p. 322).

l'orientation commune des anses du filament chromatique en un bouquet partant d'une région du noyau voisine de l'idiozome et du diplocentre. Chez le Rat, il n'y a pas d'orientation du contenu nucléaire par rapport à l'idiozome et aux diplocentres : donc pas de synapsis typique, pas de parallélisme des anses du peloton, pas d'apparence de conjugaison parallèle.

J'ai indiqué un argument, à mon avis décisif, et qui me rend absolument sceptique quant à l'*importance* (je ne dis pas : à la *réalité*) de la conjugaison des anses du filament chromatique pour le problème de la réduction : cet argument, c'est la non-permanence des chromosomes d'une génération cellulaire à la suivante. Je le développerai dans le § VI de ce chapitre.

§ IV. — Les caractères morphologiques spéciaux des karyokinèses spermatocytaire et préspermatidaire : hétérotypie et homœotypie.

Chacun le sait, c'est à **Flemming** (1887)[1] que revient le mérite d'avoir découvert que les karyokinèses des cellules sexuelles mâles — il découvrit cela chez la Salamandre — diffèrent des karyokinèses des cellules du corps par certains caractères particuliers[2]. Il montra que, par comparaison avec les karyokinèses ordinaires ou *typiques*, certaines karyokinèses des cellules séminales méritent d'être appelées *hétérotypiques* et d'autres *homœotypiques* : les premières différant beaucoup plus que les secondes des karyokinèses typiques. Mais la généalogie de la lignée spermatique de la Salamandre étant à cette époque mal établie, **Flemming** ne sut pas attribuer exactement aux diverses générations les formes de karyokinèse qui leur sont propres.

Après qu'on eut, chez des Invertébrés et chez les Sélaciens

1. W. Flemming, Neue Beiträge zur Kenntniss der Zelle. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. 39, 1887, p. 389.

2. **Ed. van Beneden** avait en 1883, dans l'œuf de l'Ascaride mégalocéphale, reconnu que les chromosomes primaires, après s'être fendus longitudinalement, restent soudés par leurs extrémités ; il avait aussi conclu à l'existence d'une deuxième division des chromosomes à la métakinèse : ces deux caractères sont propres à la division hétérotypique.

(Moore, 1895), reconnu qu'il y a deux divisions des spermatocytes et qu'il y en a seulement deux, et après qu'on eut nettement distingué la dernière division des spermatogonies de la première division des spermatocytes, Meves (1896)[1] étendit ces données exactes à la lignée spermatique de la Salamandre, et rectifia l'attribution aux diverses générations des mitoses typique, hétérotypique et homœotypique. Vers la même époque et dans les années suivantes, on étendit aux deux sexes, chez des animaux appartenant aux groupes les plus divers et chez les végétaux, le schéma de Flemming. Dès lors il resta acquis que les spermatogonies ont une mitose typique, — les spermatocytes de premier ordre (auxocytes), une mitose hétérotypique, — et les spermatocytes de deuxième ordre (préspermatides), une mitose homœotypique. Voici les caractères attribués à ces deux dernières formes de mitose par Flemming.

La karyokinèse hétérotypique se distingue de la typique par les phénomènes principaux suivants : le peloton chromatique est plus lâche, — les chromosomes résultant de la segmentation transversale du filament sont en nombre moitié moindre, — les deux moitiés longitudinales résultant de la fissuration précoce de chaque chromosome restent soudées à leurs extrémités jusqu'à la métaphase, et s'écartent par leur milieu (chromosomes en anneaux), — la figure de la plaque équatoriale a, du fait de la séparation plus lente des moitiés soudées, une durée plus longue et un aspect spécial (forme en tonneau, chez la Salamandre), — une deuxième fissuration longitudinale des chromosomes a lieu pendant l'émigration vers les pôles du fuseau (division anaphasique).

La karyokinèse homœotypique se distingue aussi de la typique par la plus grande laxité du spirème, la diminution de moitié du nombre des chromosomes, la précocité de leur dédoublement longitudinal et la durée plus grande de leur séjour au voisinage de l'équateur du fuseau. Elle se distingue de l'hétérotypique par l'absence de soudure aux extrémités des deux moitiés de chaque chromosome fissuré, par un aspect différent de la plaque

1. Fr. Meves, Ueber die Entwicklung der männlichen Geschlechtszellen von *Salamandra maculosa*. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. 48, et Habilitationsschrift, Kiel, 1896.

PROPERTY OF F. METCALF

équatoriale (pas de forme en tonneau, chez la Salamandre) et par l'absence de division anaphasique des chromosomes.

Ces définitions de l'hétérotypie et de l'homœotypie sont encore admises actuellement dans leurs traits essentiels.

Laissant de côté toutes les données relatives aux autres groupes, je comparerai à mes propres résultats les données antérieures relatives aux Mammifères, puis je les rapprocherai du schéma classique de **Flemming**.

Mitose spermatocytaire. — Le nombre des chromosomes de cette mitose est réduit de moitié par rapport au nombre des chromosomes des spermatogonies : c'est un fait capital et parfaitement acquis (voir chap. VI, § III, 1. D., p. 337 et suiv.).

La forme annulaire des chromosomes à la fin de la prophase a été découverte par **Hermann** (1889-1), confirmée par **Moore** (1893) et par tous les auteurs ultérieurs qui se sont occupés des spermatocytes des Mammifères. C'est donc aussi un fait acquis ; il reste à savoir cependant si tous les chromosomes ont la forme annulaire : je traiterai ce point dans le paragraphe suivant[1].

La laxité du spirème, la configuration particulière de la plaque équatoriale (conséquence de la forme des chromosomes et de la manière dont ils se mettent au fuseau), la lenteur de la métaphase, sont des caractères d'importance secondaire, variables selon les groupes et les espèces considérés. Plutôt que de comparer à ces points de vue des groupes et des espèces différents, il serait plus instructif de comparer dans la même espèce les mitoses spermatogoniales et somatiques avec la mitose spermatocytaire ; mais, chez les Mammifères, nous manquons de ces données comparatives à cause de la petitesse et de la difficulté d'analyse relatives des mitoses spermatogoniales et somatiques.

1. On admet que les branches des chromosomes hétérotypiques ne sont pas toujours soudées à leurs extrémités : elles sont, à considérer les choses dans l'ensemble des tétradocytes, tantôt soudées à leurs deux extrémités (chromosomes annulaires), tantôt soudées d'un côté seulement (chromosomes à branches divergentes en V ou bien plus ou moins entrelacées), tantôt même distinctes à leurs deux extrémités mais nettement accolées. Le fait essentiel serait que le chromosome hétérotypique est formé de deux branches. Voir de nombreux exemples dans : **Grégoire**, 1905, *loc. cit.*, p. 313.

La subdivision anaphasique des chromosomes est un caractère plus important. Chez la Salamandre, chaque demi-chromosome, arrivé au voisinage du pôle du fuseau, subit une fissuration longitudinale; celle-ci, depuis **Flemming** (1887) et **Meves** (1896), est généralement interprétée comme une manifestation anormalement précoce de la fissuration longitudinale qui s'accomplira ou s'achèvera à la prophase de la mitose préspermatidaire. C'est **v. Ebner** (1899, p. 433) qui a le premier conclu à l'existence de la subdivision anaphasique, chez le Rat; il déduit cela non point de l'observation directe, mais de l'augmentation du nombre des chromosomes dans les plaques polaires, en comparaison avec la plaque équatoriale. **Benda** (1906-2, p. 450) a vu nettement la subdivision anaphasique chez les Marsupiaux, mais il ne lui attribue que la signification d'un début de « déconstruction » (alvéolisation) des chromosomes. **Duesberg** (1908) n'a pas observé, chez le Rat, le phénomène en question. Moi-même (voir chap. VI, § IV, 2, p. 362) j'ai vu, pendant l'anaphase, que les demi-chromosomes, en forme de bâtonnets trapus, présentent un étranglement transversal. Je suis d'autant plus enclin à considérer cela comme un indice de subdivision anaphasique, que la division prophasique des chromosomes à la mitose suivante s'effectue aussi, à mon avis, par étranglement transversal.

A tous ces caractères, il y a lieu d'ajouter la longueur extraordinaire et les phénomènes si particuliers de la prophase; **Flemming** (1887) ne leur avait pas accordé d'attention, mais on considère avec raison maintenant que cette prophase est une des caractéristiques de la karyokinèse tétradocytaire.

En résumé, la mitose des spermatocytes, chez les Mammifères comme dans les autres groupes d'animaux, se distingue des mitoses somatiques et spermatogoniales essentiellement par : la longueur et les phénomènes spéciaux de la prophase, la réduction de moitié du nombre des chromosomes, la forme annulaire de ceux-ci ou de la plupart d'entre eux; il est probable qu'il y a aussi une subdivision anaphasique des chromosomes. Il est donc bien acquis que cette mitose est *hétérotypique*, au sens de **Flemming**.

Mitose préspermatidaire. — Les chromosomes n'ont pas la forme annulaire. Cela résulte des observations concordantes de **Schœnfeld** (1900, p. 87) chez le Taureau, de **Duesberg** (1908-2, p. 37-39) et des miennes chez le Rat, — contrairement à **Lenkossék** (1898), qui n'a pas trouvé de différences essentielles entre les deux mitoses, à **Ebner** (1899) et à **Benda** (1906-2, p. 449) qui prétendent que les chromosomes sont annulaires (l'observation d'**Ebner** se rapporte au Rat et je puis dire qu'elle est sûrement erronée).

Benda (1906-2) est le seul auteur qui fasse mention (chez les Marsupiaux) d'une subdivision anaphasique des chromosomes, moins marquée, dit-il, que pendant la mitose spermatocytaire.

Au schéma de **Flemming** il y a lieu d'ajouter deux particularités de la plus grande importance : la brièveté anormale de la prophase et l'absence de spirème continu. La brièveté de la prophase contraste avec la longueur extraordinaire de la prophase de la mitose précédente; cela est un fait général, commun à toutes les dyadomitoses. La non-continuité du spirème, c'est-à-dire la formation de chromosomes discontinus dans le réseau nucléaire, a été indiquée par **Schœnfeld** (1900, p. 94) chez le Taureau, admise avec quelques réserves par **Duesberg** (1908-2) chez le Rat; je crois pouvoir l'affirmer en toute certitude. Je pense que la discontinuité du spirème est la conséquence de la brièveté anormale de la prophase, et je la rapproche des faits de permanence des chromosomes pendant cette intercinèse (voir plus loin, § VI, p. 414).

En résumé, contrairement à **Lenhosséк**, **v. Ebner** et **Benda**, qui ont cru que la mitose préspermatidaire est aussi hétérotypique, je crois, avec **Schœnfeld** et **Duesberg** qu'elle est homœotypique au sens de **Flemming**, chez les Mammifères comme dans d'autres groupes zoologiques.

Les mots hétérotypique et homœotypique qui, dans la conception de **Flemming**, avaient un sens purement morphologique et descriptif, ont pris peu à peu un sens interprétatif, tendancieux : l'hétérotypie est devenue un procédé de réduction chromatique. C'est un cas particulier de la confusion regrettable qui s'est établie entre les hypothèses et les faits.

§ V. — Changements de forme et mode de répartition des éléments chromosomiques pendant les mitoses spermatocytaire et préspermatidaire, chez les Mammifères.

1. *Existe-t-il des chromosomes hétérotypiques de types morphologiques différents et permanents?*

Il y a dans la plupart des animaux et des plantes un aspect commun, un air de famille des chromosomes hétérotypiques. **Farmer et Moore**[1] ont fait remarquer les premiers ceci : les diverses formes qu'on peut rencontrer peuvent être en général ramenée à l'une des figures, que peuvent former deux bâtonnets souples en prenant l'un par rapport à l'autre diverses positions. Cette formule ne me paraît applicable au Rat que pour l'étape qui suit immédiatement l'individualisation des chromosomes; car, déjà quelque temps avant la disparition de la membrane nucléaire, ils montrent des changements de forme tels que leur constitution primitive n'est guère reconnaissable.

Plusieurs auteurs ont signalé, chez des Invertébrés et des Vertébrés inférieurs, l'existence de chromosomes hétérotypiques de grandeur et de forme différentes et permanentes. **Moore et Arnold** (1906) ont développé cette idée et apporté, en ce qui concerne même les Mammifères, des données intéressantes[2]. D'après ces auteurs, il existerait dans les spermatocytes de chaque espèce animale des *types différents et permanents de gemini hétérotypiques*, qu'on peut reconnaître et distinguer immédiatement avant la disparition de la membrane nucléaire et jusqu'à la formation de la plaque équatoriale. Chez le Rat et l'Homme, il y a six types différents (texte, fig. 34, *a*, *b*, *c*, *e*, *f*, *h*); on les trouve constamment dans chaque cellule. Les chromosomes spermatogoniaux étant au nombre de 32, et les

1. Farmer et Moore, On the essential similarities existing between the heterotype nuclear divisions in animals and plants. *Anat. Anzeiger*, 1895.
2. Moore et G. Arnold, On the existence of permanent forms among the chromosomes of the first maiotic division in certain animals. *Proceed. roy. Soc. of London*, ser. B, vol. 77, p. 563.

gemini hétérotypiques au nombre de 16, dans ces deux espèces, les six types de gemini sont inégalement nombreux. Chez l'Homme, il y a 6 gemini du type *c* et 2 de chacun des autres types. Chez le Rat, il y a 4 gemini de chacun des types *a* et *c* et 2 de chacun des autres types. Chez le Triton, il y a aussi six types différents de gemini, dont deux (*d*, *g*) ne seraient pas

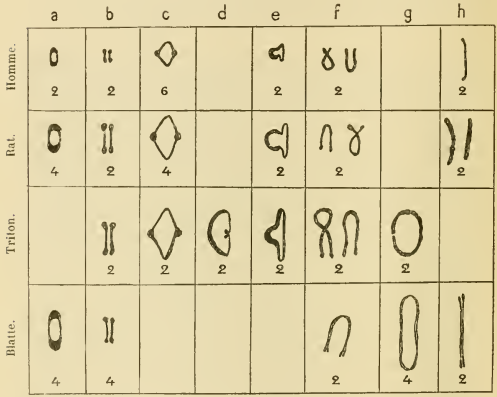


Fig. 34. — Tableau des formes permanentes des chromosomes hétérotypiques dans les auxocytes de l'Homme, du Rat, du Triton et de la Blatte. D'après **Mooré** et **Arnold** (1906). — Les chiffres inscrits dans les cases indiquent le nombre des chromosomes de même forme contenus dans chaque noyau. Voir le texte.

représentés chez les Mammifères. Chez *Periplaneta* (la Blatte) il y a cinq types différents, dont un seul (*g*) non représenté chez les Mammifères. Les deux auteurs anglais tirent de ces faits des conclusions de haute portée, touchant : la probabilité de différences non seulement morphologiques, mais encore substantielles entre les chromosomes, — la probabilité de la conjugaison des chromosomes paternels et maternels de même type, etc.

Il est certain que les chromosomes des spermatocytes du Rat

se présentent avec des formes notablement différentes, surtout pendant l'étape comprise entre la disparition de la membrane nucléaire et la constitution de la plaque équatoriale. Mais je ne peux pas rapporter ce polymorphisme à l'existence réelle de formes déterminées, différentes et constantes.

Dans le tableau des formes indiquées pour le Rat par **Moore et Arnold**, il y a des types que je ne retrouve pas dans mes préparations, du moins exactement tels qu'ils les ont figurés. Je n'ai pas rencontré la forme *b*; je n'ai pas vu la figure losangique *c*, mais des figures fermées de contour quelconque, pouvant présenter un ou deux renflements, pas dans la position symétrique indiquée. Après la mise au fuseau, la forme la plus commune que j'aie observée ressemble un peu à *e*, mais la boucle est beaucoup plus massive, et le trait rectiligne (qui correspond à un fil du fuseau) n'existe pas. Les deux variétés de la forme *f* me paraissent seules correspondre à mes observations, mais elles ne sont visibles qu'avant la disparition de la membrane nucléaire. Les variétés *h* me paraissent correspondre à d'autres formes vues de profil, avec une branche masquée par l'autre. D'autre part on trouvera dans mes dessins des formes de chromosomes qui ne rentrent pas dans le tableau de **Moore et Arnold**.

Le polymorphisme des chromosomes me semble devoir être rapporté à deux causes : des déformations réelles de ces pièces chromatiques, et la position variable qu'elles peuvent occuper par rapport à l'œil de l'observateur. Et il faut encore se rappeler que, dans leurs changements de forme successifs, les chromosomes n'évoluent pas tous ensemble : les uns sont en avance, et d'autres sont en retard sur le gros de la troupe. Ni l'une, ni l'autre de ces trois circonstances n'est contestable. **Moore et Arnold**, pour montrer qu'ils se sont mis à l'abri des causes d'erreur, font valoir ces deux arguments : *a*) les six types morphologiques seraient constatables avant la disparition de la membrane nucléaire, donc avant les déformations qui accompagnent la mise au fuseau, *b*) il n'y aurait aucune forme intermédiaire entre ces six types. Mais je ne pense pas comme eux sur ces deux points. Avant la disparition de la membrane, je trouve que

les chromosomes, quoique de grandeur différente, sont tous de type morphologique semblable, et que les différences apparentes peuvent être rapportées sans difficultés à une orientation différente par rapport à l'œil. Le polymorphisme n'est certain qu'après la disparition de la membrane; il s'explique alors par la déformation momentanée. En outre, je trouve d'une forme à l'autre des transitions.

Je reste donc très sceptique quant à l'existence de types chromosomiques différents, déterminés et constants.

2. *Changements de forme des chromosomes hétérotypiques jusqu'à la constitution de la plaque équatoriale.*

Valeur des formes en ∞. — La plupart des chromosomes hétérotypiques du Rat ont la forme de boucles simples ou doubles, souvent fermées, parfois ouvertes. La genèse des boucles simples ne prête à aucune divergence d'interprétation : ce sont évidemment des tronçons du cordon chromatique, dont les moitiés longitudinales restent soudées au moins à un bout (boucles ouvertes), souvent aux deux (boucles fermées), tandis qu'elles s'écartent l'une de l'autre au milieu de leur longueur. La signification des figures en ∞ est, au contraire, contestée. Tandis que, pour **Lenhossék** (1898) et moi-même, ces figures résultent de la torsion des deux branches primitivement plus ou moins parallèles, pour **Duesberg** (1908) au contraire ces figures résulteraient de ce que la segmentation transversale a lieu en deux temps : isolant d'abord deux chromosomes ensemble, puis séparant ceux-ci (texte, fig. 35, *a*, *b*, p. 407). L'interprétation de **Duesberg** ne me paraît pas exacte, parce qu'elle a contre elle les faits suivants.

a) Beaucoup de formes en ∞ persistent jusqu'au moment de la disparition de la membrane nucléaire (Pl. XIV, fig. 112, 116, 117), et quelques-unes sont même encore visibles après. Or il est peu vraisemblable que la segmentation transversale s'échelonne jusqu'à un moment aussi tardif.

b) On rencontre fréquemment des chromosomes en forme de Q, c'est-à-dire à boucles extrêmement inégales : l'une fer-

mée, très grande — l'autre ouverte représentée seulement par deux prolongements petits, inégaux, divergents (texte, fig. 26, p. 335, fig. a_2, b_2, b_6, c_1). De telles figures s'expliquent parfaitement par la torsion ou le croisement des deux branches d'un U, tandis que l'interprétation de **Duesberg** suppose que la deuxième segmentation transversale libérerait des chromosomes définitifs extrêmement inégaux.

Fig. 35. — Schéma de l'évolution des chromosomes dans les auxocytes du Rat. D'après **Duesberg**, 1908.

c) Immédiatement après la segmentation transversale, on rencontre des chromosomes fissurés dont les branches sont parallèles sur une grande longueur. On conçoit aisément que ces longues branches se tordent et donnent des figures en ∞. Mais, pour que de tels chromosomes forment deux chromosomes plus petits, il faudrait une deuxième segmentation transversale coupant séparément les deux branches en un point où elles ne sont pas soudées.

d) On rencontre fréquemment des chromosomes vus de profil, par leur tranche, ayant par conséquent la forme de bâtonnets trapus. Parfois un petit écartement est encore visible (texte, fig. 26, p. 335, c_2). Or ces chromosomes montrent un ou deux épaississements qu'il est logique d'interpréter comme des signes de torsion simple ou double.

e) Le nombre des pièces chromosomiques, compté dans des cellules à deux étapes différentes, d'abord aussitôt après l'individualisation des chromosomes, ensuite pendant la mise au fuseau, permettrait de savoir si la segmentation transversale a lieu en plusieurs temps; malheureusement ce procédé, en l'état actuel de nos moyens, ne me paraît pas capable de donner, chez le Rat, des résultats assez précis.

f) Chez beaucoup de Vertébrés inférieurs et d'Invertébrés, qui

possèdent des chromosomes hétérotypiques longs et gros, il a été facile de constater la torsion des deux branches constituantes, et ce processus est universellement admis. Mais les choses peuvent, il est vrai, ne pas se passer de la même façon dans des groupes différents d'animaux : quoique l' « air de famille » des chromosomes hétérotypiques semble légitimer, sur ce point, la conclusion d'un groupe à l'autre.

Changements de forme. — Beaucoup plus importante est la question du changement lent et progressif de la forme des chromosomes hétérotypiques, depuis le moment de leur individualisation jusqu'au moment où ils sont disposés à l'équateur du fuseau. A ce sujet, deux opinions divergentes existent.

D'après **Duesberg** (1908), la question de ce changement de forme se pose à peine; à peu près tels sont les chromosomes au moment de leur mise au fuseau, et même au stade de la plaque équatoriale, qu'ils étaient immédiatement après la segmentation transversale : les deux branches, accolées par l'un de leurs bouts ou aux deux, n'ont plus qu'à se séparer, à la fin de la métaphase, sans que leurs rapports aient changé, sans même que leur forme se soit notablement modifiée (texte, fig. 35, p. 407, *b* à *f*). **Duesberg** constate seulement que pendant la métaphase les extrémités en contact des branches chromosomiques s'épaississent notablement. — Au contraire, d'après la description de **Lenhossék** et mes propres observations, les chromosomes subissent un changement de forme continu et finalement très considérable. Ce changement (texte, fig. 36) consiste en : *a*) raccourcissement des branches du chromosome, d'où résulte le rétrécissement progressif allant jusqu'à l'oblitération apparente de l'anneau, *b*) épaississement des branches, corrélative en partie du phénomène précédent, en partie résultant de l'accroissement du volume de la chromatine, *c*) disparition des aspérités de la surface qui prend un aspect de plus en plus lisse. Ces changements ont pour résultat de transformer les chromosomes grêles (Pl. XIV, fig. 112) en masses compactes (fig. 118); ces masses, après leur mise au fuseau, montrent deux prolongements effilés dirigés en sens inverse l'un de

l'autre, vers les pôles, et dont il s'agira d'établir la signification[1].

Duesberg a cependant vu et représenté les formes trapues sous lesquelles se présentent finalement les chromosomes (voir ses fig. 19 et 20), mais il ne les tient pas pour réelles : elles résulteraient du gonflement artificiel de la substance chromatique et de l'accolement ou de l'agglutination des pièces chromosomiques, sous l'influence de fixateurs infidèles. Même dans les testicules fixés par le mélange d'Hermann — le meilleur, d'après **Duesberg**, pour la conservation des chromosomes — il n'y aurait d'utilisable, pour l'étude de la forme exacte de ceux-ci, que la périphérie des préparations sous une épaisseur très minime. Je crois que **Duesberg** a raison au sujet de l'action des fixateurs : les uns montrent les pièces chromatiques plus gonflées ; d'autres, moins gonflées. Mais je ne suis pas du tout certain que la forme réelle des chromosomes soit plutôt grêle que gonflée. En d'autres termes l'accusation de rétracter les pièces chromatiques, que je pourrais adresser au liquide d'Hermann (par exemple) agissant à la surface des morceaux, me

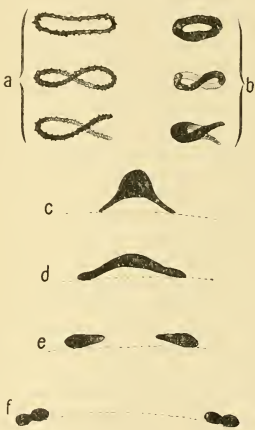


Fig. 36. — Schéma de l'évolution des chromosomes dans les auxocytes du Rat (voir le texte).

1. **Schœnfeld** (1900, p. 84 et suiv.) a donné du changement de forme des chromosomes, chez le Taureau, une description conforme à celle de **Lenhossék** pour le Rat : les anneaux se raccourcissent, se condensent et se transforment en globules compactes de chromatine; à la métaphase, ces globules s'étirent avec production de renflements équatoriaux

paraît aussi justifiée que l'accusation de les gonfler, que Duesberg adresse à d'autres fixations. Comme nous n'avons pas de renseignements sur les chromosomes vivants, nous sommes bien obligés de laisser de côté toute controverse sur leur forme *absolue*. Tout ce que nous pouvons faire, c'est de comparer les formes *relatives* que montrent les pièces chromatiques dans des cellules soumises aux mêmes conditions de fixation. Or c'est cette sériation de formes successives légitimement comparables qui (si je ne me trompe) a manqué à Duesberg. Si on étudie des spermatocytes contigus dans le même tube séminal, donc s'étant trouvés dans les mêmes conditions de fixation, il est habituel de les trouver à des étapes un peu différentes du processus mitosique. La comparaison des formes des chromosomes, de la première à la dernière de ces étapes, démontre jusqu'à l'évidence la réalité des changements que j'ai décrits plus haut. Les figures 113, 115, 116, 117 et 119 (Pl. XIV) représentent des spermatocytes *voisins*, dont le fixateur a conservé ou mis les chromosomes dans un état relativement grêle. Les figures 112, 114, 118 et 120, représentent des spermatocytes, dont le fixateur a conservé ou mis les chromosomes dans un état relativement gonflé. Les chromosomes de la figure 26 (p. 335) ont aussi été pris dans des spermatocytes contigus. Or dans l'une comme dans les autres de ces trois séries, le raccourcissement et l'épaississement des branches, le rétrécissement des boucles, la disparition des aspérités superficielles sont des faits absolument certains et relativement indépendants de l'influence possible des fixateurs. Le schéma de Duesberg (texte, fig. 35, p. 407) n'est donc pas exact.

3. *Valeur des pièces chromosomiques séparées à la métaphase, par rapport aux moitiés longitudinales des chromosomes prophasiques.*

Pendant la mise au fuseau, les chromosomes se montrent sous la forme de corps trapus, lisses, mais de forme très irrégulière (Pl. XIV, fig. 120, 121). A un moment donné chacun d'eux apparaît constitué par un renflement, d'où partent deux

prolongements, dont les extrémités sont en contact avec le fuseau. En cet état, les chromosomes glissent vers l'équateur, et s'y rangent très régulièrement, en prenant tous la même forme (Pl. XIV, fig. 123) : une partie moyenne arrondie (renflement équatorial) placée extérieurement au fuseau, émet deux branches régulièrement effilées en contact avec le fuseau, et dirigées vers les pôles. Quelle est la signification de ces deux branches?

Pour **Duesberg**, il n'y a aucun doute à ce sujet : les deux branches, qui s'allongent vers les pôles et vont se séparer, sont les moitiés longitudinales des chromosomes prophasiques (voir le schéma, texte, fig. 35, p. 407). L'auteur prend soin, dans ce schéma, de laisser distinctes les extrémités des branches chromosomiques : il les réunit seulement par quelques traits, que le lecteur peut interpréter comme des tractus de substance achromatique. Ainsi chaque demi-chromosome (ou chromosome) anaphasique, comprendrait toutes les particules héréditaires (et seulement celles-ci) d'une moitié longitudinale de chromosome prophasique; c'est-à-dire, d'après les partisans de la conjugaison des chromosomes, qu'un chromosome anaphasique de spermatocyte correspondrait à un chromosome spermatogonial complet.

La réalité me semble différente. Les branches chromosomiques ne sont pas seulement *accolées*, mais *fusionnées*; et, *dans le renflement équatorial, il est absolument impossible de distinguer ce qui appartient à l'une et à l'autre des branches prophasiques* (texte, fig. 36, p. 409). Cette fusion est telle que, à l'anaphase, la matière du chromosome se laisse étirer, résiste à la traction, s'effile en un ou deux endroits (Pl. XIV, fig. 126, 127) avant de céder. Ainsi l'observation ne permet pas d'affirmer que la séparation finale s'effectue juste au point correspondant à l'une des extrémités soudées du chromosome prophasique.

La ténacité des branches à la rupture autorise même à trouver *invraisemblable que la séparation ait lieu juste au point de soudure primitif.*

Bien plus, par suite du raccourcissement, de l'épaississement et des changements de forme des anneaux chromosomiques, *les deux branches primitives ont perdu toute apparence d'indivi-*

dualité; ce n'est que par hypothèse qu'on leur conserve cette individualité jusqu'à la bipartition métaphasique. La bipartition des chromosomes semble comprise, par beaucoup d'auteurs, comme celle qui s'effectuerait sur un *morceau de bois* préalablement fendu et dont les moitiés resteraient adjacentes pendant un certain temps; en réalité, chez le Rat et dans des cas analogues, elle ressemble beaucoup plus à l'opération que réalise un boulanger qui, après avoir réuni deux *cylindres de pâte*, et après avoir malaxé la masse unique ainsi formée, en façonne deux pains égaux. Il est vrai que, dans des objets d'étude pris en dehors des Mammifères, la division métaphasique des pièces chromosomiques s'effectue réellement (ou semble, plus clairement que chez le Rat, s'effectuer) suivant la ligne de séparation prédéterminée à la prophase. Doit-on conclure de cela que les chromosomes hétérotypiques des Mammifères, où les rapports réels des branches seraient devenus indéchiffrables, se comportent de la même façon? Peut-être; mais peut-être aussi la modalité de la bipartition est-elle variable suivant les propriétés physiques, elles-mêmes variables, de la matière des chromosomes. S'il en était ainsi, *cette modalité serait sans importance*[1].

En résumé, comme l'ont reconnu notamment **Meves** (1896) pour la Salamandre, **Lenhossék** (1898) et **Duesberg** (1908) lui-même pour le Rat, les chromosomes hétérotypiques ont toutes les apparences de corps mous et ductiles. La répartition de leur substance s'effectue-t-elle selon un plan défini par une architecture intérieure invisible? nous n'en pouvons actuellement rien savoir par les observations faites chez les Mammifères; les observations faites dans d'autres groupes peuvent légitimement le laisser supposer; mais une telle supposition

1. Beaucoup d'auteurs raisonnent ainsi : dans certains objets d'étude, les branches des chromosomes prophasiques restent distinguables jusqu'après la métaphase; telle est donc la loi biologique générale; si, dans d'autres objets d'étude, les branches cessent d'être distingables, c'est parce que des circonstances d'ordre secondaire cachent les dispositifs réels. Je ne dis pas que ces auteurs ont certainement tort; je dis seulement qu'ils concluent imprudemment de cas particuliers à une loi générale. Peut-être, en effet, n'y a-t-il dans les chromosomes hétérotypiques aucune architecture déterminée; peut-être les modalités de leur division finale, comme celles de leurs changements de forme, résultent-elles simplement de différences de détail dans les propriétés physico-chimiques de la substance chromatique. On conçoit bien, par exemple, que des

doit être considérée comme une hypothèse provisoire, et non pas comme l'application d'une loi biologique.

4. *Mode de subdivision des chromosomes à la prophase préspermatidaire.*

Un dernier point important est contesté. D'après **Duesberg** (1908), la division des chromosomes, à la prophase de la mitose préspermatidaire, se ferait par une fente longitudinale. D'après mes observations, elle résulterait d'un étranglement transversal. Ce point est de grand intérêt au point de vue des théories de la réduction chromatique qualitative; en dehors de cela, il est insignifiant. Je dois dire que je n'ai jamais pu constater de division longitudinale, ni dans les chromosomes des spermatogonies[1], ni à l'anaphase des spermatocytes, ni à la prophase des préspermatides. Dans ces trois cas, les chromosomes m'ont apparu comme des bâtonnets courts, qui s'étranglent par leur milieu. **Duesberg** m'objecte (par anticipation) que je suis victime de l'action légèrement gonflante des réactifs fixateurs qui auraient, dans mes préparations, artificiellement arrondi les moitiés longitudinales (très courtes) des chromosomes : cette erreur est possible dans le cas actuel, — je le reconnais volontiers, — et je changerai d'avis quand j'aurai dûment constaté une division longitudinale aussi nette que celle qu'il a représentée dans sa figure 3 (1908-2, Pl. X).

A propos de la division des chromosomes dans les préspermatides, j'ai observé que la séparation des petites boules formées par étranglement ne devient complète qu'à la métaphase, tandis que pour **Duesberg**, elle est définitive dès la prophase.

V. Ebner (1899) a trouvé que la division des chromosomes dans les préspermatides du Rat est longitudinale. Mais il fait de cette mitose une hétérotypie avec chromosomes annulaires. **Schœnfeld** (1900, p. 87) a vu, chez

différences de grosseur et de consistance de cette matière conditionnent des effets différents des forces qui agissent sur elle pendant la mitose. En l'état actuel de nos connaissances on ne devrait jamais perdre de vue, comme on le fait trop souvent, le caractère hypothétique de toutes les déductions relatives à la matière héréditaire. Cependant que d'auteurs raisonnent sur la matière héréditaire comme si ses propriétés étaient hors de discussion!

1. Voir 2e partie de ce mémoire, ces *Archives*, t. IV, p. 339.

le Taureau, que les chromosomes s'étranglent transversalement. Il semble que ce soit aussi l'opinion de **Benda** (1906-2, p. 104) à propos des Marsupiaux.

§ VI. — La question de l'individualité permanente des chromosomes, examinée au point de vue de la lignée spermatique des mammifères.

Les hypothèses et les théories sur la réduction chromatique (numérique et qualitative) perdraient la plus grande partie de leur importance, s'il était acquis que les chromosomes ne sont pas des individualités permanentes dans les intervalles des karyokinèses.

La thèse de la persistance individuelle des chromosomes admet que « dans la structure du réseau nucléaire quiescent, chaque chromosome de la télophase précédente est continué et représenté par une portion définie de cette structure, portion qui, à la prophase suivante, va redevenir à nouveau un chromosome; ce qui autorise à dire que les chromosomes d'une prophase donnée sont les mêmes individus chromosomiques que ceux de la télophase précédente... Cette persistance autonome des chromosomes, si elle est appelée à jouer un rôle dans une explication des phénomènes héréditaires, la théorie doit l'affirmer pour toute la durée de l'ontogénèse, depuis l'œuf fécondé d'où sort un individu, jusqu'à l'œuf fécondé qui sera formé par lui; en sorte que les différents chromosomes qu'un organisme transmet à sa progéniture soient bien les descendants, par voie de division, des différents chromosomes que cet organisme a reçus lui-même de ses parents. »

On ne saurait mieux poser le problème que le fait **Grégoire**[1] dans les lignes que je viens de citer. Les défenseurs des théories de la réduction et plus généralement les partisans des théories particulaires de l'hérédité, sentent si bien le danger qui menace de ce côté leurs théories, qu'ils font, pour démontrer l'individua-

1. Grégoire, 1908, p. 290 et suiv. (*loc. cit.*, p. 312 du présent mémoire). Je prie le lecteur de se reporter à cette publication de **Grégoire**, où plusieurs des questions de biologie générale que j'ai dû traiter brièvement ici sont exposées d'une manière claire et intéressante.

lité permanente des chromosomes, des efforts de raisonnement vraiment extraordinaires.

Je vais d'abord résumer les faits que j'ai observés dans la lignée spermatique du Rat, au sujet de la persistance des chromosomes dans les intercinèses. En fait d'intercinèses, il y a : celles (en nombre indéterminé) qui séparent les karyokinèses des spermatogonies poussiéreuses, celle qui précède la karyokinèse des spermatogonies croûtelleuses, celle qui précède la longue prophase des auxocytes, celle enfin qui sépare les karyokinèses des auxocytes et des préspermatides.

a) Pendant les intercinèses des spermatogonies poussiéreuses, les individus chromosomiques disparaissent entièrement. Du cordon chromatique, puis des 20 à 30 chromosomes formant une masse notable qu'on observe pendant la mitose de ces cellules (ces *Archives*, t. IV, Pl. VIII, fig. 43 à 48), il ne reste après la télophase que trois ou quatre croûtelles (souvent moins) sous-jacentes à la membrane nucléaire et une poussière de chromatine très fine disséminée dans tout le noyau[1] : croûtelles et poussière forment une masse insignifiante par rapport à celle des chromosomes de la mitose précédente. Quant à ceux-ci, il est absolument impossible, même avec la meilleure volonté du monde, d'en retrouver la moindre trace.

b) Pendant les intercinèses précédant et suivant la karyokinèse des spermatogonies croûtelleuses, les noyaux ont, ainsi que je l'ai décrit en détail, exactement la même structure : cette structure croûtelleuse se développe rapidement après l'amitose des spermatogonies poussiéreuses[2]. La substance des 20 à 30 chromosomes se dispose en une dizaine de croûtelles (au plus) accolées à la membrane nucléaire (texte, fig. 25, p. 308). Ces croûtelles, réunies par des fils de linine, sont elles-mêmes de grosseur inégale, de nombre variable. Qu'elles représentent *individuellement* les chromosomes des mitoses précédente et suivante, il est impossible de l'admettre.

1. Dans les dessins 39, 41, 48, 49, 53 à 65, la réticulation des noyaux de spermatogonies poussiéreuses a été très exagérée et l'aspect de ces noyaux a été très mal rendu par la lithographie.

2. Voir le § suivant, p. 419, note 1.

c) Pendant la courte intercinèse qui suit la mitose des auxocytes, les chromosomes disparaissent complètement. On ne voit dans le noyau de la préspermatide au repos qu'un réseau de linine supportant de petites masses de chromatine, de nombre, de forme et de grosseur relative quelconques.

Si donc on veut limiter les théories à l'interprétation des faits constatables, on doit reconnaître que, dans la lignée spermatique du Rat, *les chromosomes s'individualisent à la fin des prophases et perdent toute individualité après les télophases*. C'est pourquoi je me range à l'opinion de **Fick** et d'**Hertwig**, à savoir que les chromosomes sont des « cadres tactiques » temporaires que la cellule en manœuvres karyokinétiques emploie pour répartir la substance héréditaire (*Manövrirhypothese* de **Fick**, 1905).

Mais cette conclusion, bien qu'elle soit strictement conforme aux faits, est attaquée par les défenseurs de la thèse adverse. L'individualité permanente des chromosomes ne paraissant pas conciliable avec la conception du chromosome telle qu'on l'a eue jusqu'à présent, ils proposent de ce dernier une définition nouvelle. « Nous nous plaçons, dit **Grégoire** (p. 290), dans l'hypothèse que l'élément chromosomique est constitué de deux substances ou de deux groupes de substances : les unes achromatiques ou mieux achromatophiles, composant un substratum; les autres chromatiques ou mieux chromatophiles portées, d'une façon ou d'une autre, par ce substratum. » Cela étant posé, la substance chromatophile peut persister presque intacte, être plus ou moins considérablement modifiée, ou même disparaître complètement pendant l'intercinèse, sans que la théorie de l'individualité permanente en soit, paraît-il, ébranlée. « Supposons, dit **Grégoire** (p. 292), que les chromosomes, se transformant en bandes réticulées ou en filament étirés, modifiant leur substance, se dépouillant de leur matière chromatophile, se trouvent, outre cela, rapprochés les uns des autres dans la cavité nucléaire au point de voiler leur distinction latérale et de devenir indiscernables les uns des autres; mais que, néanmoins les portions définies du réseau total qui sont provenues des différents chromosomes télophasiques soient bien les portions qui, après une certaine évolution, vont redevenir les différents chro-

mosomes prophasiques, nous pouvons dire que les individus chromosomiques ont persisté : ils se sont maintenus sous la forme de *plages bien définies, quoique indiscernibles*, du réseau total..... Il faut (p. 296) tout de suite dégager la notion de chromosome de la notion de chromaticité actuelle. La persistance d'individus chromosomiques à travers toute l'ontogénèse ne peut être soutenue, si on la comprend comme la persistance de continus structuraux conservant tout le temps leur chromaticité. Car il est certain que, durant l'accroissement du plus grand nombre des ovocytes, de quelques spermatocytes et de quelques sporocytes, l'élément figuré que nous voyons persister dans le noyau ne présente plus aucune chromaticité ou seulement une chromaticité fort amoindrie. Il faut donc définir le chromosome, non pas un élément structural chromatique, mais un élément structural apte et destiné à porter de la chromatine. Nous nous rattachons ainsi à **Boveri**, à **Häcker**, et à **Strassburger**. »

Ainsi le chromosome serait chromatique — et même exclusivement formé de chromatine, car on n'y voit pas autre chose — pendant la cinèse, non chromatique (et même entièrement dépourvu de chromatine, parfois) pendant l'intercinèse! Les deux substances, la chromatine et la substance achromatique, ou bien posséderaient toutes deux les mêmes propriétés au point de vue de l'hérédité, ou bien se les passeraient de l'une à l'autre au moment opportun.

Malheureusement pour cette thèse du « chromosome sans chromatine » (*Achromatinhypothese*, dit **Fick**), toutes les preuves qu'on a données du rôle des chromosomes dans la transmission des caractères héréditaires se rapportent à la chromatine, et pas une seule à l'autre substance. C'est la chromatine *seule* qui manœuvre à l'état de chromosomes pendant la karyokinèse, qui existe condensée dans la tête du spermatozoïde, qui se conjugue d'un sexe à l'autre pendant la fécondation. Il reste donc à démontrer que, dans toutes ces circonstances, la chromatine n'est qu'une substance accessoire, masquant la vraie substance héréditaire. Jusque-là, les partisans de l'achromatinhypothèse : ou bien font une erreur évidente de raisonnement en attribuant à une substance achromatophile un rôle et des propriétés démon-

trés seulement pour une substance chromatophile; ou bien, s'ils admettent le transport de ces propriétés et de ce rôle d'une substance à une autre, ils nous proposent une sorte de transmutation ou de transsubstantiation, que seule la foi religieuse transportée dans le domaine de l'observation permettrait d'accepter.

De ce que, entre deux karyokinèses se succédant après un bref intervalle (Grégoire choisit comme exemples les karyokinèses dites réductionnelles, qui se succèdent toujours rapidement), les chromosomes restent dans certains cas plus ou moins reconnaissables, il ne faut pas conclure que dans tous les autres cas ils sont *quand même* représentés par des portions « bien définies quoique indiscernibles » du réseau nucléaire. Il est plus prudent d'admettre que les chromosomes tantôt persistent et tantôt (le plus souvent) ne persistent pas pendant l'intercinèse, selon des circonstances accessoires et variables; que ces faits ne sont pas inhérents à l'architecture (inconnue) de la chromatine, et qu'ils n'ont pas d'importance réelle au point de vue du mécanisme de l'hérédité.

§ VII. — Quelques réflexions sur les changements physico-chimiques de la chromatine pendant la prophase des spermatocytes du rat, et sur la nature de la matière héréditaire.

Un des caractères les plus frappants des deux mitoses spermatocytaire et préspermatidaire consiste dans les particularités de leur prophase : extraordinairement longue et compliquée pour la première, extraordinairement courte et simplifiée pour la seconde. Les mouvements et les changements de la chromatine étant ce qu'il y a de plus remarquable dans la première prophase, il est logique de supposer que cette longue étape est employée à une « préparation » du matériel chromatique, c'est-à-dire en définitive de la matière héréditaire; les deux mitoses successives auraient ensuite pour effet de diviser et de répartir celle-ci, sans que des changements importants lui soient apportés dans l'intervalle qui sépare la première de la seconde de ces divisions.

De quelle nature est la préparation de la chromatine pendant la longue prophase?

Hypothèses des mécanismes chromosomiques.

Jusqu'à présent, on n'a guère eu en vue qu'une préparation d'ordre pour ainsi dire mécanique : on a supposé et cherché à démontrer que des arrangements particuliers de pièces chromatiques effectuent dès ce moment la diminution apparente (ou mieux : provisoire) du nombre des chromosomes en même temps qu'ils préparent une réduction numérique et quantitative définitives, ainsi qu'une répartition qualitativement différente, qui seront réalisées pendant les deux mitoses suivantes.

Mais ces « mécanismes chromosomiques » ingénieux ne peuvent être tenus pour réels, ou même pour vraisemblables, que si on accepte comme démontrés les principes suivants : 1° les chromosomes sont des individualités permanentes, 2° la matière héréditaire est composée de particules de valeur représentative différente et possède une architecture définie. Or les faits sont contraires à ces deux hypothèses. J'ai déjà expliqué (§ précédent) pour quelles raisons je ne crois pas à l'individualité permanente des chromosomes. Un autre fait qui est non seulement contraire à l'hypothèse de l'individualité permanente des chromosomes, mais plus généralement à toute théorie particulaire de la matière héréditaire, c'est l'amitose intercalée dans la lignée spermatique[1].

1. Voir 2e partie de ce mémoire, ces *Archives*, t. IV, 1901, chap. v, § III, p. 46, et § VI, p. 360.

Duesberg (1908-1, p. 405), avec qui je me trouve en désaccord sur un certain nombre de points très importants de l'histoire des spermatogonies, nie formellement l'existence des amitoses de ces cellules et cela pour deux raisons : il ne les a jamais rencontrées, et il est contraire aux principes régnant actuellement en biologie d'admettre leur existence. Pour ce dernier argument j'avoue n'avoir absolument aucune considération. Mais le premier mérite d'autant plus d'être examiné que l'auteur est certainement un bon observateur.

Les amitoses des spermatogonies sont un fait très gros, et optiquement beaucoup plus facile à voir qu'une foule de détails de structure cytologique actuellement incontestés. Seulement ce fait très gros ne se produit qu'à un moment très court du cycle spermatogénique, à la fin du stade 7 et tout au début du stade 8 de ma nomenclature. Il faut donc, pour le voir, commencer par se familiariser avec les stades de la spermatogénèse. Les stades en question sont faciles à reconnaître dans les coupes d'épithélium séminal perpendiculaires à la membrane du tube; mais les figures d'amitose ne sont indiscutables que lorsqu'elles sont vues dans la couche génératrice à plat. Il faut donc examiner des sections

L'intercalation d'une division directe dans une lignée cellulaire, à l'origine ou au cours de celle-ci, entre des karyokinèses, démolit en effet la thèse de l'individualité permanente des chromosomes; et, d'autre part, elle est incompatible avec les théories particulaires de l'hérédité, elle implique la *constitution homogène de la matière héréditaire*.

Je n'attribue donc pas une grande importance aux arrangements mécaniques de la chromatine pendant la prophase spermatocytaire, arrangements que d'ailleurs je n'ai pas pu constater chez le Rat.

Il est par contre certain que la chromatine des auxocytes, chez le Rat, subit pendant la prophase des changements quantitatifs et qualitatifs (d'ordre physico-chimique) très considérables. J'ai attiré l'attention sur ces changements, il y a une dizaine d'années dans deux notes préliminaires (**Regaud** 1900-7 et 1901-3); celles-ci n'ont pas été prises en considération par les auteurs qu'elles devaient intéresser.

Changements quantitatifs de la chromatine et hypothèse de la réduction quantitative.

Depuis le début de la prophase (résolution des croûtelles), la quantité de substance chromatique augmente peu à peu dans le noyau du spermatocyte, jusqu'au moment de la karyokinèse proprement dite. Cela n'est pas particulier aux spermatocytes, mais commun à toutes les cellules. Si la chromatine visible,

sous-tangentielles de tubes séminaux, aux stades 7 (fin) et 8 (début) : c'est précisément cela qui exige beaucoup de temps et de patience, à cause de la nécessité de déterminer le stade des sections sous-tangentielles par l'examen des coupes en séries. **Duesberg** *n'a pas trouvé les amitoses parce qu'il ne s'est pas placé dans les conditions nécessaires, que je viens d'indiquer.* La lecture de ses travaux relatifs à l'épithélium séminal du Rat ne montre pas qu'il ait pris en particulière considération la chronologie de la spermatogénèse, autrement que pour sérier les unes par rapport aux autres les images relatives aux spermatocytes et aux spermies : c'est absolument insuffisant pour l'étude des spermatogonies.

Les amitoses des spermatogonies existent indiscutablement, et elles sont intercalées dans l'arbre généalogique des cellules spermatiques. Ce qui est incertain, c'est la place exacte qu'elles occupent dans cet arbre généalogique : représent-elles la division nodale? sont-elles intercalées, avant celle-ci dans la souche? sont-elles intercalées, après la division nodale, dans la lignée spermatique latérale? J'espère être en mesure de répondre prochainement à ces questions mieux que je ne l'ai fait dans la 2e partie de ce mémoire.

après avoir été divisée en deux parts égales après la métaphase, se maintenait au même taux (réduit de moitié) dans les deux cellules filles pendant l'intercinèse, puis augmentait de nouveau à la prophase suivante, et ainsi de suite, cela concorderait bien avec les idées courantes sur la valeur de la chromatine au point de vue héréditaire : on admet en effet que, dans chaque cellule fille, la chromatine récupère par assimilation la quantité de matière réduite de moitié par la bipartition précédente. Mais ce schéma est inexact. Si on compare la quantité de chromatine, visible à la télophase dans chaque noyau fils, avec la quantité visible un peu plus tard pendant l'intercinèse, on constate une diminution énorme : le noyau « quiescent », qui devrait, d'après la théorie, renfermer la même quantité de chromatine que le noyau télophasique, en renferme en réalité beaucoup moins. En d'autres termes, à chaque mitose, l'accroissement prophasique et la diminution posttélophasique de la chromatine apparente sont dans des rapports très différents des rapports $\frac{2}{1}$ et $\frac{1}{2}$. Cela est évident à toutes les mitoses de la lignée spermatique, particulièrement aux mitoses des spermatogonies poussiéreuses et des auxocytes. A ne considérer que le cas des auxocytes, il s'accumule pendant la prophase une quantité de chromatine énormément plus considérable que le double de la quantité visible dans une préspermatide en intercinèse.

La réduction « quantitative » de la chromatine est donc une hypothèse « en l'air », ayant contre elle des faits certains et même absolument évidents.

Changements qualitatifs de la chromatine.

C'est un fait indiscutable qu'il y a dans les noyaux de la lignée spermatique du Rat, et en particulier dans ceux des auxocytes, deux variétés de chromatine, au moins[1]; dans les conditions de mordançage chromique que j'ai indiquées, l'une se

1. Il y en a en réalité bien davantage, ainsi qu'il résulte des données d'analyse microchromatique éparses dans les 2e et 3e parties de ce mémoire, et que je rassemblerai à la fin.

teint par l'hémalun, l'autre par la safranine. La variété hématéiniphile, exclusivement existante dans le spermatocyte nouveau-né, va en diminuant peu à peu et n'est plus représentée au moment où la membrane nucléaire va disparaître, avant la métaphase. La variété safranophile apparaît, puis augmente peu à peu : elle se substitue à la première dans le filament chromatique, et de là résulte le changement lent de sa colorabilité; elle constitue en outre à elle seule, et par changement apparemment plus rapide, les corps particuliers que j'ai décrits le long du filament, ainsi que les nucléoles.

Ainsi au cours de la prophase la chromatine subit une modification intime, qui se traduit à nos yeux par une différence de colorabilité considérable. Cette modification est lente et progressive au niveau du filament chromatique, précoce et rapide au niveau des parties différenciées de ce filament.

Les deux variétés de chromatine ont un autre caractère différentiel bien net, la forme rugueuse ou lisse de la surface des pièces qu'elles constituent. La chromatine hématéiniphile n'est pas lisse, elle est toujours visiblement attachée à la trame achromatique dans laquelle elle est encharpentée; la chromatine safranophile est au contraire toujours lisse, elle paraît relativement indépendante de la trame achromatique. La forme lisse et arrondie des pièces safranophiles fait aussi supposer que leur consistance est relativement plus fluide.

J'ai montré que la position des deux variétés de corps chromatiques, dans le noyau, n'est pas quelconque : les pièces safranophiles sont toujours superficielles.

On pourrait se demander si les parties différenciées (lisses, safranophiles) visibles sur le trajet du filament chromatique ont une position fixe, ou bien si les modifications de la chromatine qui les caractérisent cheminent le long du filament, de telle sorte que celui-ci subit le changement dans toute sa longueur, successivement et temporairement, tel un nœud de contraction cheminant le long d'une fibre musculaire. Rien ne permet de trancher cette question.

Les nucléoles proprement dits se forment aux dépens des parties différenciées du filament chromatique, qui se détachent

aux extrémités du filament. D'autre part ils se dissolvent dans le suc nucléaire sans participer à la formation des chromosomes. Il résulte de ces faits qu'une élimination de chromatine a lieu aux dépens du filament chromatique. On est ainsi amené à penser qu'il n'y a pas qu'une *entrée de matière* à travers la membrane nucléaire de l'auxocyte en voie de croissance, mais aussi une *sortie de chromatine* sous forme dissoute. Et la position superficielle, la colorabilité spéciale et la consistance probablement plus fluide des pièces safranophiles portent à se demander si ce n'est pas justement à leur niveau qu'auraient lieu principalement les remaniements chimiques dont la chromatine est le siège.

Le corps de Lenhossék présente avec les autres parties différenciées du filament chromatique le caractère commun d'être superficiellement situé, ce caractère est même extrêmement accusé : le corps est tellement plaqué contre la membrane nucléaire qu'il semble être une incrustation de celle-ci. Il est constitué par l'une ou l'autre des deux variétés de chromatine. Sa propriété la plus remarquable est d'avoir, par rapport au reste du peloton chromatique légèrement rétracté, une position antagoniste, ce qui permet de lui attribuer hypothétiquement un rôle dans le tassement. Comme les autres parties différenciées du filament, il ne participe pas à la formation des chromosomes.

Faut-il voir dans les corps chromatoïdes extranucléaires, dont la colorabilité est la même que celle des pièces safranophiles du noyau, une chromatine devant entrer dans le noyau ou bien une chromatine venant d'en sortir? La première hypothèse n'est pas à rejeter *a priori*, mais la seconde me paraît bien plus vraisemblable, pour deux raisons : la première, c'est que le noyau en général a le monopole de la synthèse de la chromatine aux dépens des matériaux qui lui parviennent par l'intermédiaire du cytoplasma (théorie d'où on doit inférer que toute chromatine extranucléaire est issue du noyau); la seconde, c'est que, bien loin de diminuer, les corps chromatoïdes augmentent de volume jusqu'à la fin de la prophase.

Déductions et hypothèses sur la nature et les modifications de la matière héréditaire.

Des faits et des considérations que je viens d'exposer je déduirai les conclusions suivantes.

Des objections graves s'opposent à ce que les « mécanismes » observés dans les éléments chromatiques pendant la prophase des auxocytes aient pour effet une répartition ultérieure quali tativement différente de particules dissemblables dont serait composée la matière chromatique héréditaire. Ces objections graves sont : la non-permanence des pièces chromatiques et notamment des chromosomes, l'existence d'une division directe intercalée dans la généalogie des cellules séminales, la variabilité et l'inconstance des « mécanismes » invoqués.

La non-permanence des chromosomes et les variations, tant quantitatives que qualitatives, de la chromatine sont défavorables aux théories d'après lesquelles les puissances héréditaires seraient représentées par des particules de chromatine. L'amitose est même absolument incompatible avec ces théories.

Les variations quantitatives de la chromatine ne peuvent pas s'expliquer par la diminution de moitié opérée par la karyokinèse, suivie de la récupération de cette moitié par l'assimilation : elles sont beaucoup plus étendues. L'hypothèse d'une réduction quantitative doit donc être rejetée.

Les modifications physico-chimiques de la chromatine, particulièrement pendant la prophase des auxocytes, ne trouvent aucune explication dans l'hypothèse de particules héréditaires immuables et dans l'hypothèse d'une réduction par simple triage de ces particules. Elles sont défavorables à l'idée de l'immuabilité de la substance héréditaire. Par contre, ces modifications suscitent l'idée que la préparation de la matière héréditaire en vue de la fécondation serait d'ordre physico-chimique.

Les théories particulaires de l'hérédité trouveraient, il est vrai, un refuge dans le transport à une substance invisible ou incolorable (achromatinhypothèse) de la qualité de substratum de l'hérédité jusqu'ici attribuée à la chromatine, cette dernière

étant dès lors considérée comme accessoire au point de vue de l'hérédité. Mais une semblable hypothèse est incompatible avec les faits d'observation.

Il y a des raisons sérieuses de penser que *la chromatine*, substratum matériel de l'hérédité, *est homogène au point de vue de la valeur héréditaire* : c'est-à-dire que les particules de chromatine de tout ordre sont à ce point de vue équivalentes. La différenciation cellulaire, la variation héréditaire et la sexualité des gamètes résulteraient *non point de particularités dans le triage des particules, mais de modifications de la matière héréditaire dans toute la masse*. J'adopte donc dans ses traits essentiels la théorie du *plasma individuel* de **Fick**.

Il est probable que pendant la prophase des spermatocytes une partie de chromatine sort du noyau à la suite de remaniements physico-chimiques intranucléaires; cette chromatine serait représentée en partie par les corps chromatoïdes.

C'est une hypothèse plausible de considérer cette sortie probable et les remaniements intérieurs certains comme opérant notamment une *épuration de la matière héréditaire*, d'où résulte la sexualité des gamètes.

Je n'oublie pas que des recherches monographiques, comme les miennes, sont absolument insuffisantes pour asseoir des théories générales. Je suis seulement en droit, pour le moment, de constater : d'une part que beaucoup de faits exposés dans ce mémoire sont nettement défavorables aux théories régnantes sur le mécanisme de l'hérédité et la réduction chromatique, d'autre part que ces mêmes faits sont compatibles avec une théorie d'un *plasma héréditaire homogène susceptible de variations d'ordre chimique*. Mais des travaux nouveaux — et dirigés dans un sens nouveau — sont nécessaires, pour confirmer la recevabilité de mon opinion : quelque convaincu que je sois de sa justesse, je la considère simplement comme une hypothèse.

Déc. 1909.

Explication des planches.

Planche XII

Fragments de coupes d'épithélium séminal du Rat (faites perpendiculairement à la membrane des tubes séminaux) destinées à montrer les mitochondries, à divers stades du cycle spermatogénique.

Renseignements techniques. — Les dessins 68 à 71 ont été faits d'après une préparation obtenue de la manière suivante : fixation du testicule par une sol. aq. à 50 p. 100 de formol commercial, pendant 36 heures; mordançage de la pièce pendant 22 jours à la température ordinaire, dans une solution de bichromate de potasse à 3 p. 100; la coupe (5 μ) a été mordancée pendant 24 heures à 38° dans une solution neutre d'alun ferrique à 4 p. 100, puis colorée par l'hématoxyline ferrique.

Les dessins 72 et 73 ont été faits d'après une préparation obtenue de la manière suivante : fixation du testicule par le mélange II (voir le texte, p. 293) pendant 18 heures, ensuite déshydratation sans chromisation; la coupe a été mordancée pendant 24 heures à 38° dans l'alun ferrique neutre à 4 p. 100, puis colorée par l'hématoxyline ferrique.

Le dessin 74 a été fait d'après une préparation obtenue de la manière suivante : fixation du testicule par le mélange I (voir le texte, p. 292) pendant 24 h.; mordançage de la pièce pendant 8 jours à la température ordinaire, dans une solution de bichromate de potasse à 3 p. 100; la coupe (10 μ) a été mordancée pendant 27 jours dans une solution neutre à 15 p. 100 d'alun ferrique, à la température ordinaire, puis colorée par l'hématoxyline ferrique.

Les dessins 68 à 71 et 74 ont été projetés sur la table de travail avec l'objectif 2 mm. 1,40 et l'oculaire compensateur 6 de Zeiss, le tube étant à 160 mill., soit avec un grossissement d'environ 1 320. — Les dessins 72 et 73 ont été projetés dans les mêmes conditions, mais avec un oculaire 4, soit avec un grossissement d'environ 900.

La comparaison des dessins 68 à 71 avec le dessin 74 (même grossissement) fait ressortir une diminution générale de volume des protoplasmas sous l'influence du fixateur, pour les premiers. La rétraction est aussi très grande pour les dessins 72 et 73.

Les chiffres romains désignent les générations cellulaires, les majuscules désignent les lignées spermatiques successives coexistantes pour la même génération (spermatocytes, spermies).

I. Noyaux de Sertoli.
II. Spermatogonies avant la 1re karyokinèse.
III. Spermatogonies entre la 1re et la 2e karyokinèses.
IV. Spermatocytes (de 1er ordre).
  A. lignée la plus ancienne,
  B. lignée la plus récente,
VI. Spermies.
  A. lignée la plus ancienne,
  B. lignée la plus récente,
m. s. Mitochondries du syncytium nourricier.

Nota. — La reproduction phototypique a fait disparaître quelques fins détails de structure dans les protoplasmas, notamment des mitochondries dans les spermatides, ainsi que les contours de divers noyaux et corps cellulaires.

Dessin 68. — Stade intermédiaire entre 12 et 1 : les spermatozoïdes sont entièrement éliminés, mais la rétraction des corps résiduels *r* n'a pas commencé. — Forte colorabilité du noyau des jeunes auxocytes IV B. — IV *Aa*, gros auxocyte coupé tangentiellement au noyau; IV *Ab*, gros auxocyte coupé à travers son noyau. — VI *Ba*, spermie avec son corps cellulaire en vue superficielle; VI *Bb*, spermie coupée à travers son noyau.

Dessin 69. — Stade 3 : les noyaux des spermies ont acquis à peu près leur forme définitive; la chromatine y est condensée, mais sa métachromasie n'a pas commencé. — IV A*a*, gros auxocyte coupé à travers son noyau; IV A*b*, gros auxocyte dont le noyau a été à peine entamé. — VI *a*, spermie dont le lobe protoplasmique est coupé en long; VI a_2, spermie dont le lobe est coupé en travers; VI *b*, spermie dont le lobe est vu par sa surface.

Dessin 70. — Fin du stade 7 : les spermies anciennes (spermatozoïdes), complètement rétractées et fasciculisées, dont leur filament axile très développé. — I*a*, noyau de Sertoli avec son nucléole dans la coupe; I*b*, noyau de Sertoli n'ayant pas son nucléole dans la coupe. — VI B*a*, spermie nouvelle (spermatide) coupée à travers son noyau, mitochondries exclusivement localisées à la surface du corps cellulaire; VI B*b*, spermatide vue par sa surface. — *l*, lobes diversement coupés des spermies anciennes.

Dessin 71. — Stade 10 : expulsion des spermies anciennes (spermatozoïdes). — VI B*a*, spermie nouvelle (spermatide) coupée à travers son noyau; VI B*b*, spermatide dont le noyau est à peine entamé. — *l*, lobes des spermies expulsées. — Il y a dans la travée radiaire de protoplasma syncytial (à gauche de la figure) quelques chondriocontes (filaments) m_3.

Dessin 72. — Stade 4 : la tête des spermies a subi la métachromasie, les gros spermatocytes ne sont pas encore en mitose.

Dessin 73. — Stade 7 (fin).

Dans ces deux dessins, remarquer que : 1° les cellules séminales sont rétractées par rapport au protoplasma syncytial, avec production d'espaces libres artificiels autour d'elles, 2° les mitochondries du syncytium sont seules colorées.

Dessin 74. — Stade 4 (début) : début de la métachromasie à la pointe des noyaux (têtes) des spermies. — Les mitochondries des spermies sont seules colorées; elles siègent en partie à la surface du corps cellulaire, en partie à son intérieur et notamment autour du résidu de l'idiosome. — IV B*a*, auxocyte jeune coupé à travers son noyau; IV B*b*, auxocyte jeune dont le noyau est vu en surface sous une faible épaisseur. — IV A*a*, auxocyte ancien dont le noyau est vu en surface au niveau d'un corps de Lenhossék. Fissuration longitudinale du filament chromatique. — *la*, lobe de spermie coupé; *lb*, lobe de spermie vu en surface; *v*, vésicule vide, correspondant aux grosses gouttes lipoïdes de la couche génératrice de l'épithélium.

Planche XIII.

Dessin 75 : Spermatogonie croûtelleuse du Rat.

Dessins 76 à 108 : Spermatocytes de 1er ordre, ou auxocytes du Rat.

Tous ces dessins ont été exécutés d'après des préparations obtenues par le procédé suivant : fixation du testicule par le mélange de bichromate de potasse à 3 p. 100 et d'acide acétique (Tellyesniczky), coloration des coupes par l'hémalun et la safranine (voir ces archives, t. IV, 1901, p. 109 et le présent mémoire p. 314, note 3).

Tous ces dessins ont été projetés avec l'objectif 2 mm. 1,40 et l'oculaire compensateur 12 de Zeiss, le tube du microscope étant à 160 mill. : pour les dessins 88 et 89, 96 à 108, la projection a été faite avec un grossissement de 2 600 environ, sur la table de travail; pour les autres, le grossissement est un peu moindre, la projection ayant été faite sur la planchette à dessiner.

a, corps safranophile différencié du filament chromatique,
chr, corps chromatoïde extranucléaire,
id, idiosome,
L, corps de Lenhossék,
n, nucléole.

Le numérotage des figures suit l'ordre chronologique.

Dessin 75. — Spermatogonie croûtelleuse peu de temps avant la mitose. Le noyau est vu superficiellement.

Dessin 76. — Deux spermatocytes nouveau-nés.

Dessins 77 à 79. — Très jeunes spermatocytes à noyau du type croûtelleux, ressemblant beaucoup aux spermatogonies croûtelleuses (75). Stade 10_{I}.

Dessins 80 et 81. — Stade 11_{I}. Éclaircissement du noyau; les croûtelles s'arrondissent, quelques-unes deviennent safranophiles.

Dessins 82 à 84. — Stades 12_{I} et 1_{II}. Jeunes spermatocytes à noyau croûtello-granuleux. Pulvérisation des croûtelles de chromatine.

Dessin 85. — Stade 2_{II}. Il n'y a plus de croûtelles, mais des grains qui tendent à se répartir uniformément dans tout le noyau.

Dessins 86 et 87. — Stade 3_{II}. Dans la figure 86, le noyau est coupé sur une très faible épaisseur; dans la figure 87, il est vu en entier. Les granulations de chromatine s'ordonnent le long de filaments de linine. Persistance ou réapparition de quelques croûtelles superficielles purement safranophiles et lisses (87).

Dessin 88. — Stade 4_{II}, début.

Dessin 89. — Stade 4_{II}, fin. Épaississement des grains et du filament chromatique, qui sont encore purement hématéiniphiles. Quelques corps lisses, plats, purement safranophiles, accolés à la membrane nucléaire, sont entourés d'un petit espace libre.

Dessin 90. — Stade 7_{II}, début. Le filament chromatique est devenu épais et épineux, toujours serré. Corps de Lenhossék hématéiniphile, nettement auréolé, rattaché au filament chromatique.

Dessin 91. — Stade 7_{II}. Corps de Lenhossék safranophile, auréolé, formé par une portion complètement détachée du filament chromatique.

Dessins 92 et 93. — Stade 8_{II}. Corps de Lenhossék typiques, entourés d'une large auréole libre, composés de pièces hématéiniphiles épineuses rattachées au filament chromatique, et de pièces safranophiles, lisses.

Dessin 94. — Stade 10_{II}. L'auréole entourant le corps de Lenhossék est au maximum d'étendue; le peloton chromatique est serré au maximum (synapsis? très accusé). *a*, partie safranophile lisse du filament chromatique, reliée au peloton par ses deux extrémités et voisine du corps de Lenhossék.

Dessin 95. — Stade 11_{II}. Le filament chromatique est moins tassé que dans les stades précédents; le corps de Lenhossék safranophile est entouré d'une auréole moins large. Les anses du filament sont, dans ce noyau, ordonnées en partie parallèlement les unes aux autres. *a*, gros corps safranophile indépendant du peloton.

Dessins 96 à 100. — Noyaux de spermatocytes, au stade 12_{II}; le filament chromatique n'a été représenté que dans un hémisphere du noyau. Modalités diverses des parties safranophiles différenciées du filament chromatique : situées sur le trajet du filament (98, 100), ou à une extrémité (97); indépendantes du filament (99), très renflées (98, a_1, a_2 — 100) ou non renflées (98, a_3). Formation d'un nucléole au dépens d'un corps safranophile (99).

Dessins 101 et 102. — Stades $1\text{-}2_{\text{III}}$. Modalités diverses des corps de Lenhossék (hématéiniphile, 101 — safranophile, 102), et des parties safranophiles continues avec le peloton chromatique. Position variable de l'idiosome.

Le filament chromatique atteint son maximum d'épaisseur.

Dessins 103 et 104. — Noyaux de spermatocytes, au stade 4_{III}. Un segment superficiel du noyau a seul été représenté. Fissuration (encore incomplète) du filament chromatique. Corps de Lenhossék hématéiniphiles; 103,*a*, segment différencié safranophile et lisse, sur le trajet du filament; 104,*a*, pièce nucléolaïde attachée à l'extrémité du filament fissuré.

Dessins 105 et 106. — Noyaux de spermatocytes au stade 4_{III}; un segment superficiel du noyau a seul été représenté. Segmentation transversale du filament fissuré; phase finale du corps de Lenhossék; nucléoles libres.

Dessin 107. — Spermatocyte immédiatement avant le début de la métaphase. Fin du stade 4_{III}. Chromosomes annulaires accolés à la membrane, encore épineux et réunis par des tractus de linine.

Dessin 108. — Stade 5_{III}. Métaphase de la karyokinèse, plaque équatoriale.

Nota. — La comparaison de la coloration de la chromatine aux stades suc-

cessifs représentés dans cette planche montre le changement progressif de la colorabilité du filament chromatique. Toutefois le changement de colorabilité du filament chromatique est beaucoup plus graduel en réalité que l'examen de cette planche peut le faire croire, deux couleurs seulement (violet pur et lie-de-vin) ayant été employées pour représenter le filament. Dans les dessins 101 et 102, le filament est trop violet.

Planche XIV.

Auxocytes.

Dessins 109 à 128 : divers stades de la croissance et de la mitose des spermatocytes (de 1er ordre) ou auxocytes du Rat.

Tous ces dessins ont été exécutés d'après des préparations obtenues par la technique suivante : fixation du testicule par le mélange de Tellyesniczky, coloration des coupes par l'hématoxyline au fer. Les préparations utilisées pour les dessins 109, 110, 122 et 123, provenaient de pièces fortement chromées et la décoloration après l'hématoxyline a été très poussée. Les préparations utilisées pour les autres dessins provenaient de pièces modérément chromées.

Les dessins 113, 115, 116, 117, 119 ont été exécutés d'après une préparation mince (5μ) et assez fortement différenciée; les cellules représentées se trouvaient ensemble dans la même section de tube.

Les dessins 111, 112, 114, 118, 120, 121, 125 à 128 ont été exécutés d'après une préparation épaisse de 10 μ et modérement différenciée.

La projection et le dessin ont été faits avec l'objectif 2 mill. 1,40 et l'oculaire comp. 12 de Zeiss, à un grossissement de 2 600 environ.

Les lettres ont la même signification que pour la planche XIII.

Dessin 109. — Stade 12_{II}. Filament chromatique décoloré, ainsi que le corps de Lenhossék; les parties restées noires correspondent à de la chromatine safranophile; pièces chromatiques en voie de transformation nucléolaire; nombreux corpuscules sphériques, restés fortement colorés, disséminés dans le noyau, sans rapports avec le filament.

Dessin 110. — Stade 4_{III}, fin. Chromosomes décolorés, entièrement individualisés. Corps de Lenhossék encore persistant. Nucléole unique resté fortement coloré.

Dessin 111. — Stade 4_{III}, début. Fissuration complète du filament chromatique, qui a pris sa position superficielle. Les corps différenciés *a*, représentés en gris pour indiquer leur position profonde dans le noyau, étaient aussi intensément colorés que le corps a_1 (auquel l'extrémité du filament fissuré était soudée). La cellule a été coupée obliquement; l'écartement de l'idiosome et du noyau est anormal.

Dessin 112. — Stade 4_{III}, fin. Chromosomes complètement individualisés par l'achèvement de la segmentation transversale; ils sont encore reliés par des tractus de linine. Deux gros nucléoles.

Dessin 113. — Stade 4_{III}, fin. Chromosomes sous la membrane nucléaire. Vue d'un hémisphère du noyau.

Dessin 114. — Stade 4_{III}, fin. Écartement des deux corpuscules centraux devenus indépendants de l'idiosome. Raccourcissement et épaississement des chromosomes annulaires. Peut-être la pièce *n* est-elle un nucléole. Le noyau est vu dans toute son épaisseur.

Dessin 115. — Stade 4_{III}, fin; étape plus avancée que la précédente. Cellule coupée en travers. Épaississement et rétrécissement des chromosomes; comparer ce dessin aux nos 113, 115, 116, 117, 119 (les cellules étaient voisines, dans le même tube).

Dessin 116. — Étape un peu plus avancée que la précédente, noyau déformé; rétrécissement des chromosomes, dont la fente ou l'orifice annulaire sont encore très nets.

Dessin 117. — Étape un peu plus avancée que la précédente : noyau déformé; la disparition de la membrane nucléaire est imminente.

Dessin 118. — Stade 5_{III}. Disparition imminente, de la membrane nucléaire, qui est ici flasque et plissée; désordre des chromosomes dans l'intérieur de l'espace nucléaire; ébauche de fuseau entre les deux corpuscules centraux. La cellule est coupée obliquement. Le noyau est vu en entier.

Dessin 119. — Stade 5_{III}. Membrane nucléaire disparue. Désordre des chromosomes. Le fuseau et les corpuscules centraux étaient invisibles.

Dessin 120. — Stade 5_{III}. Métaphase : les chromosomes se mettent au fuseau (vue équatoriale). Figure chromatique vue en entier.

Dessin 121. — Les chromosomes se mettent au fuseau (vue polaire).

Dessin 122. — Fin du stade de désordre apparent des chromosomes, qui sont sur le point de se disposer en plaque équatoriale. Fuseau asymétrique.

Dessin 123. — Plaque équatoriale, vue de profil.

Dessin 124. — Plaque équatoriale. Début de la bipartition des chromosomes. Chromosome en avance sur les autres, et déjà divisé en demi-chromosomes qui sont arrivés près des pôles du fuseau.

Dessin 125. — Plaque équatoriale, vue de face (par un pôle).

Dessin 126. — Anaphase : écartement des demi-chromosomes, double plaque polaire. Retard dans la subdivision du chromosome *b*.

Dessin 127. — Même stade. Retard dans la subdivision du chromosome *c*; une partie importante de ce chromosome semble sur le point d'être isolée entre deux rétrécissements. Le corps *chr* est un corps chromatoïde en retard dans sa disparition, ou bien un fragment aberrant de chromosome.

Dessin 128. — Même stade. Plaque polaire vue de face (par un pôle).

PLANCHE XV.

Auxocytes et préspermatides.

Renseignements techniques. — Dessins 129 à 134 et 150 : auxocytes et cellule d'Ebner, leurs mitochondries. La préparation provenait d'un testicule de Rat fixé par le formol à 50 p. 100 pendant 36 h., mordancé par le bichromate de potasse à 3 p. 100 pendant trois semaines à la température ordinaire du laboratoire; la coupe, de 5 μ d'épaisseur, a été mordancée par l'alun ferrique neutre à 4 p. 100, à 38°, pendant un jour et colorée par l'hématoxyline.

Dessins 135 à 137. — La préparation provenait d'une pièce fortement chromée; la différenciation, après l'hématoxyline a été très poussée.

Dessins 138, 139, 141 à 147. — Fixation par le mélange de Tellyesniczky; coloration par l'hémalun-safranine.

Dessins 140, 148, 149. — Préparations provenant de pièces fixées par le mélange de Tellyesniczky; hématoxyline ferrique; différenciation modérée.

Projection avec l'obj. 2 mm. 1,40 et l'ocul. 12 de Zeiss, à un grossissement d'environ 2600.

Auxocytes.

Dessin 129. — Stade 2_{II}. Noyau uniformément et intensément coloré. Quelques mitochondries dans la mince bordure protoplasmique.

Dessins 130 et 131. — Stade 7_{II}. Vue superficielle (130) et coupe optique (131) passant par le noyau, pour montrer la disposition des mitochondries.

Dessins 132 et 133. — Stade 2_{III}. Auxocytes coupés en long (133) et en travers (132); *id.*, idiosome.

Comparer le dessin 133 au dessin 111 de la planche précédente : ils représentent, au même grossissement du microscope, des auxocytes sensiblement du même âge. La petitesse relative de l'auxocyte 133 témoigne de la diminution de volume général des éléments anatomiques, sous l'influence du mode de fixation.

Dessin 134. — Stade 5_m. Auxocyte en mitose; la figure chromatique a été à peine entamée par la coupe. Mitochondries uniformément dispersées; *m*, mitochondries beaucoup plus grosses, appartenant au syncytium nourricier.

Préspermatides.

Dessin 135. — Télophase d'auxocyte. Résidu du fuseau et corps intermédiaire de Flemming (*d*).

Dessin 136. — Préspermatides très jeunes, encore unies par le résidu du fuseau *f*. Les noyaux montrent très nettement l'isolement d'une petite masse L du reste de la chromatine, par une auréole claire.

Dessin 137. — Préspermatides jeunes, montrant : le résidu du fuseau *f*, l'idiosome *id*, au voisinage duquel sont les corpuscules centraux, le corps chromatoïde *chr*.

Dessins 138, 139. — Deux préspermatides nouveau-nées. Synapsis (?). L, corps analogue au corps de Lenhossék des auxocytes, relié (138) à la masse rétractée du filament par un tractus chromatique, et séparé de cette masse par un espace clair parfois très large (139).

Dessin 140. — Préspermatides pendant l'intercinèse (noyau dit : au repos). Le corps *sp* serré entre les deux cellules est une tête de spermatozoïde coupée obliquement.

Dessin 141. — Préspermatide (A) et spermatide (B) se trouvant au contact, par suite d'une modalité du mouvement spermatogénique autour du tube séminal.

Dessin 142 à 145. — Étapes successives de la prophase des préspermatides. — 142 représente une coupe d'une extrémité de la cellule. 144 et 145 sont des coupes incomplètes (minces) du noyau.

Dessin 146. — Mise des chromosomes au fuseau.

Dessin 147. — Plaque équatoriale.

Dessin 148. — Anaphase de préspermatide.

Dessin 149. — Télophase de préspermatide. Spermatides nouveau-nées. *f*. Résidu du fuseau et corps de Flemming; *chr*, corps chromatoïde.

Dessin 150. — Mitochondries d'une préspermatide pendant l'intercinèse; *id*, idiosome; *m*, mitochondries du syncytium.

Note relative aux planches XIV et XV. — La reproduction phototypique des dessins originaux a plus ou moins atténué, et parfois même fait disparaître divers détails de structure, particulièrement : les *asters*, dans les dessins 120, 121, 122, 125, 128; le *fuseau*, dans les dessins 124, 126, 127, 135, 146, 147; la *membrane nucléaire*, dans les dessins 111, 112, 115, 118; l'aspect finement granuleux du protoplasma, dans presque tous les dessins.

ERRATA

Par suite d'un accident survenu sous presse, la figure 3 du mémoire de M. Jolly (Quelques points de la morphologie du sang), paru dans le précédent fascicule, a été retournée par l'imprimeur : c'est donc dans le sens contraire qu'elle doit être lue.

Tome XI : page 6, et page 1 (*Index bibliographique*) au lieu de :
Herxheimer (1906), *Virchow's Archiv*, lire :
Herxheimer (1903), *Festschrift für Orth.*

C'est le seul travail de cet auteur que nous connaissions alors, et par analyse seulement. En en cherchant le titre exact pour rédiger notre Index, nous sommes tombé à notre insu sur l'indication d'un second travail, dont nous avons pris connaissance depuis seulement, et où Herxheimer modifie son opinion au sujet de l'invariabilité.

E. Laguesse.

Le gérant : **P. Bouchez.**

Coulommiers. — Imp. Paul BRODARD.

L'APPAREIL SALIVAIRE DES HÉMIPTÈRES

(DEUXIÈME PARTIE)[1]

Par E. BUGNION
Avec la collaboration de N. POPOFF.

(PLANCHES XVI-XVIII)

Les espèces qui font l'objet de cette étude sont : *Tetracanthus incarnatus* Drury (*Catacanthus*) de Ceylan, *Nezara viridula* Lin. (*Pentatoma*) de Ceylan, *Tropicoris rufipes* Lin., *Mormidea nigricornis* Fab. (*Carpocoris*), *Coptosoma globus* Fab., *Riptortus linearis* Fab. de Ceylan, *Alydus calcaratus* Lin., *Leptocorisa varicornis* Fab. de Ceylan, *Odontopus varicornis* Fab. de Ceylan, *Lygaeus saxatilis* Scop., *Chrysocoris stockerus* Lin (*Callidea*) et *Scutellera nobilis* Fab. de Ceylan, *Miris calcaratus* Fall. (*Brachytropis*), *Calocoris bipunctatus* Fab., *Harpactor iracundus* Lin. du Valais, *Reduvius personatus* Lin., *Metastemma guttula* Fab., *Naucoris* spec. de Ceylan, *Cicada orni* Fab. du Valais[2].

Tetracanthus incarnatus (fig. 1). — La glande principale, longue de 8 millimètres, située au niveau de l'estomac, se compose de deux lobes unis par un isthme étroit. Le lobe antérieur, long de 2 millimètres et demi, diaphane à l'état frais, est en forme de bonnet phrygien avec un réseau trachéen à mailles serrées. Le lobe postérieur, long de 5 millimètres et demi, légèrement opaque, élargi à la base, allongé, un peu replié sur lui-même à l'extrémité, offre des contours bosselés, par suite de la constriction exercée par les trachées;

1. Cet article est le complément du mémoire publié dans les *Archives d'anatomie microscopique*, t. X, fasc. II, 1908.

2. Voyez pour la description des espèces de Ceylan : W. L. DISTANT, The fauna of British India, Rhynchota. London, 1902.

celles-ci cheminent dans les sillons qui séparent les bosselures. Cette disposition, qu'on retrouve chez *Nezara viridula*, rappelle l'aspect d'un ballon minuscule enserré dans un filet. L'examen microscopique révèle dans la structure des deux lobes une dissemblance bien marquée en rapport, paraît-il, avec une différence de fonction. Tandis que l'épithélium du lobe antérieur présente un cytoplasme transparent et homogène avec fort peu de granules, les cellules du lobe postérieur sont chargées de grains arrondis incolores, à demi translucides, assez serrés pour se toucher les uns les autres. L'épithélium observé à l'état frais (dans l'eau salée) montre une zone homogène située à la surface, et une zone granuleuse placée en dedans. Ces grains, très caractéristiques, représentent vraisemblablement un zymogène destiné à agir sur la cellulose et les fécules.

La glande accessoire est un cordon blanchâtre, pelotonné derrière la tête, difficile à débrouiller. La partie initiale qui flotte librement dans le thorax, est retenue par les trachées à l'organe principal. La longueur du cordon déroulé est de 22 millimètres, son épaisseur de 0,28 à 0,30.

Le conduit collecteur principal, entouré d'un manchon assez épais (95 μ), se rend directement à la pompe.

Le canal accessoire, qui continue la glande du même nom sans démarcation précise, se replie en anse à l'intérieur de la tête, puis se portant en arrière, forme sur les deux branches de l'anse abdominale un serpentin d'une grande élégance appendu par les trachées aux parois de l'estomac. Les sinuosités, allongées, de forme irrégulière, entourées d'un manchon indépendant (non fusionné), sont attachées les unes aux autres par le réseau trachéen. Le canal déroulé mesure environ 20 millimètres, tandis que la longueur du serpentin, observé en place, est seulement de 5. La jonction des deux conduits se fait au moyen d'une branche bifurquée en Y, insérée sur l'isthme (fig. 2). Le diamètre des deux canalicules est assez exactement de 33 μ.

Nezara viridula (fig. 3). — La glande principale est semblable à celle de l'espèce européenne (*N. prasina*) mais relativement plus longue (10 millimètres). Le lobe antérieur offre, chez quelques exemplaires, une bifurcation plus ou moins marquée,

rappelant quelque peu la disposition observée chez *Pyrrhocoris*[1]. Le lobe postérieur, allongé, un peu replié sur lui-même, a, comme chez *Tetracanthus*, des contours bosselés. — La glande accessoire montre de petites saillies répondant aux cellules glandulaires. Le conduit collecteur principal, à peu près rectiligne, se rend directement à la pompe. Le conduit accessoire forme une anse abdominale courte; la branche ascendante offre quelques sinuosités irrégulières. — Chez un exemplaire tué au moyen du cyanure de potassium et disséqué 24 heures après, le lobe postérieur de la glande principale était absolument transparent, sans granules distincts; l'estomac paraissait réduit à sa cuticule. Cet aspect, très caractéristique, paraît en rapport avec une transudation du suc gastrique (autodigestion).

Tropicoris rufipes (fig. 4). — La glande principale, longue de 4 millimètres, est, comme chez les Pentatomides en général, formée de deux lobes reliés par un isthme étroit. Le lobe antérieur, élargi à sa base en forme de bonnet, est, dans sa partie antérieure, un peu plus rétréci et allongé que celui de *Nezara prasina*; le postérieur, plus étroit et un peu plus long que l'antérieur, se termine par une pointe mousse à contours sinueux et bosselés. La grosse trachée, qui aborde la glande au niveau de l'isthme, partage ses ramifications entre les deux lobes. On remarque, entre autres, une grosse branche longitudinale destinée au lobe antérieur et un rameau plus court destiné au lobe postérieur. Ce dernier lobe reçoit en outre un ou deux rameaux indépendants qui l'abordent obliquement par le bord interne. Notons enfin une branche courte qui se porte de l'un des troncs céphaliques au sommet de la glande (extrémité antérieure) et contribue elle aussi à la maintenir en place. Le réseau terminal est formé de mailles polygonales plus grandes sur le lobe antérieur, plus petites et serrées sur le postérieur[2]. La glande d'un sujet fraîchement préparé (dans l'eau salée) offrait de petites contractions rythmiques limitées à la région de

1. Cette bifurcation, observée chez un *Nezara* adulte, était à peine indiquée chez le sujet dessiné (encore à l'état de larve).

2. La disposition de l'appareil respiratoire indiquée à propos du *Tropicoris* se retrouve chez les autres genres à peu près identique.

l'isthme. Cette région est, comme on sait, la seule partie de la paroi qui renferme des fibres musculaires. (Voy. 1er mémoire, p. 240 et fig. 29.) Les cellules glandulaires, dont les limites correspondent aux mailles du réseau trachéen, sont, comme ce dernier, plus serrées sur le lobe postérieur que sur l'antérieur. Une préparation à l'eau salée additionnée de glycérine montrait dans l'épaisseur de l'épithélium des noyaux clairs, vésiculeux, renfermant chacun un nucléole plus réfringent. Ces nucléoles étaient dans le lobe postérieur beaucoup plus nombreux et rapprochés.

La glande accessoire est, comme chez les espèces voisines, formée d'un cordon étroit et allongé, pelotonné derrière la tête et attaché par les trachées à l'organe principal.

Le canal principal, long de 5 millimètres, se rend directement à la pompe.

Le canal accessoire forme sur les deux branches de l'anse abdominale un élégant serpentin à peu près pareil à celui de *Tetracanthus*.

Mormidea nigricornis (fig. 5). — La glande principale, semblable à celle de *Tropicoris*, offre un lobe antérieur long de 2 1/2 millimètres et un lobe postérieur long de 5. Ce dernier montre, dans sa partie basale, une dilatation très marquée. Les divisions trachéennes forment un réseau de mailles polygonales, plus larges et régulières sur le lobe antérieur que sur le lobe postérieur. Le conduit principal, entouré d'un manchon de grosseur moyenne, se rend directement à la pompe. La glande accessoire, disposée en forme de cordon, se prolonge dans le thorax jusqu'à l'extrémité caudale de l'organe principal. Le conduit accessoire fait une anse céphalique très déliée, puis, revenant en arrière, présente au niveau de l'anse abdominale des sinuosités irrégulières, disposées en serpentin. La longueur totale de la glande accessoire et du canal qui lui fait suite est de 27 millimètres. Le support chitineux a une teinte noire. La pompe salivaire, cylindrique, un peu renflée dans sa partie moyenne, renferme un piston conique, de couleur brun foncé.

Les six Pentatomides examinés jusqu'à ce jour (*Rhaphigaster grisea*, *Tetracanthus incarnatus*, *Nezara prasina* et *viridula*,

Tropicoris rufipes, *Mormidea nigricornis*) ont, comme il fallait s'y attendre, un appareil salivaire à peu près identique, caractérisé surtout par une glande principale composée de deux lobes. Les quatre derniers genres se distinguent de *Rhaphigaster* par leur lobe postérieur allongé et bosselé. La disposition sinueuse du canal accessoire (désignée sous le nom de *serpentin*), bien que caractérisant surtout les Pentatomides, se retrouve avec quelques modifications chez *Graphosoma*, *Chrysocoris* et *Scutellera*.

Coptosoma globus (fig. 6). — L'appareil salivaire est, à cause de ses petites dimensions, difficile à préparer. La glande principale, longue de 1 1/3 millimètre, est formée de deux lobes relativement courts et épais. Le lobe antérieur, arrondi en forme de bonnet, offre un réseau trachéen à larges mailles; le postérieur, cylindrique, est à peu près 2 1/2 fois plus long que l'antérieur et montre un réseau moins régulier. L'épithélium est formé de grosses cellules. Le canalicule principal, très fin, (4 μ), entouré d'un étroit manchon, se rend directement à la pompe. La glande accessoire en forme de cordon (épaisseur 80 μ), est comme chez les Géocores en général, pelotonnée dans le thorax. Le conduit accessoire est caractérisé par la présence d'un épaisissement (manchon) nettement délimité, situé au niveau de l'anse abdominale. Cet épaisissement, qui se termine par une pointe effilée, succédant brusquement à une anse céphalique extrêmement grêle, suffit à distinguer le *Coptosoma* des autres types. Le canalicule chitineux très fin (4 μ) forme à l'intérieur du manchon quelques sinuosités peu marquées. Le manchon lui-même offre une longueur de 1 1/2 millimètre sur 80 à 90 μ d'épaisseur. Les deux canaux se rejoignent, comme toujours, au niveau de l'isthme, formant une bifurcation en Y. La pompe, cylindrique, longue de 72 μ (sans le conduit efférent), offre au-dessous du milieu un rétrécissement assez marqué.

L'appareil salivaire du *Coptosoma* (genre rangé par quelques auteurs dans le groupe des Scutellérides) diffère, comme on voit, entièrement de celui des *Callidea* ou *Scutellera* de Ceylan. La structure de la glande principale rapproche plutôt *Copto-*

soma de *Pentatoma*. Notre espèce s'éloigne toutefois des Pentatomes par la brièveté de l'anse abdominale, par l'absence de sinuosités et surtout par la disposition caractérisque de son manchon.

Riptortus linearis (fig. 7). — La glande principale, longue de 3 millimètres, se distingue par des caractères assez marqués. Le lobe antérieur, d'un gris opaque, est divisé par une profonde incisure en deux digitations à peu près égales; le lobe postérieur est divisé de même par une incisure longitudinale, mais l'une des digitations, beaucoup plus longue, se replie autour de l'autre en formant une anse dirigée de dedans en dehors. La digitation postérieure courte, plus ou moins renflée à sa base, est diaphane à l'état frais, tandis que la digitation longue est d'un gris verdâtre assez opaque. On remarque en outre, au niveau de l'isthme, un lobule vésiculeux, transparent, homologue du lobule γ de *Pyrrhocoris* (décrit par **P. Mayer**) et, à la base de la digitation antéro-externe, l'ébauche rudimentaire d'un 3e lobe antérieur. La glande, observée dans l'eau salée, montre, surtout dans la digitation postérieure longue, de petits noyaux arrondis. Les cellules glandulaires, de forme polygonale, relativement petites, s'échappent en grand nombre, lorsqu'on incise la paroi.

La glande accessoire présente, comme chez les Géocores en général, un segment initial, situé au niveau de l'organe principal, et une partie moyenne pelotonnée derrière la tête, difficile à dérouler. Le segment initial entoure la glande principale dans une anse en forme d'S retenue par les trachées dans ladite position. Le canal principal se rend directement à la pompe; son manchon, bien développé, épais de 66 μ, offre des bosselures alternes répondant aux noyaux. Le canal accessoire montre, à 1 1/2 millimètre en arrière de la tête, un manchon à utricules long de 3 millimètres, épais de 0,1, nettement détaché. Ensuite vient une partie très grêle et très longue (8 millimètres) qui se replie dans l'abdomen sans former de serpentin. La branche ascendante rejoint comme toujours le conduit principal à son point d'insertion. L'anse céphalique, très grêle, mesure 13 μ d'épaisseur, l'anse abdominale (partie étroite), 33 μ.

La figure 8 représente une partie du manchon à utricules à un grossissement de 230. Les noyaux ne sont, ainsi qu'il a été dit à propos de *Syromastes* (1er mémoire, p. 238), pas visibles sur les préparations fraîches.

L'appareil salivaire offre, comme on voit, plusieurs particularités intéressantes. Tandis que la glande principale montre une analogie manifeste avec celle du *Lygaeus apuans* (décrite dans le 1er mémoire), le manchon à utricules intercalé sur le trajet du canal accessoire est en tous points identique à celui du *Syromastes*.

Alydus calcaratus (fig. 9). — Cette forme voisine de *Riptortus*, a des caractères analogues. La glande principale, longue de 2 1/2 millimètres, comprend un lobe postérieur divisé en deux lobules, un lobe antérieur composé de deux digitations, et un lobe antéro-interne accolé aux précédents, correspondant vraisemblablement au lobe γ de *Pyrrhocoris*. Les deux digitations antérieures offrent à l'état frais, par suite de la constriction exercée par le réseau trachéen, une surface bosselée d'un aspect spécial. Il en est de même des parties terminales du lobe postérieur. Le conduit principal, allongé, entouré d'un manchon d'épaisseur moyenne, se rend directement à la pompe. La glande accessoire en forme de cordon, accolée à l'organe principal, était, sur le sujet disséqué, remplie de granulations opaques. Le conduit accessoire, grêle et allongé, montre, sur le trajet de l'anse abdominale, un manchon à utricules nettement délimité, long de 2 millimètres, mais avec des cellules (utricules) petites et peu apparentes.

Leptocorisa varicornis, *Corise des rizières*, *Paddyfly* (fig. 19). — La glande principale, longue de 4 1/4 mm., comprend : 1° un lobe antérieur bifurqué, formant deux digitations d'un blanc opaque, à peu près égales; 2° un lobe intermédiaire vésiculeux, correspondant au lobule γ de *Pyrrhocoris*; et 3° un lobe postérieur beaucoup plus volumineux composé lui-même de trois lobules, savoir : *a*. un externe très long, *b*. un moyen bifurqué, formant deux digitations égales, *c*. un interne très court, digitiforme. Il y a une trachée principale abordant le bord interne au niveau du lobule postérieur moyen et une trachée plus petite au

voisinage de l'isthme. Le lobe postérieur examiné à un fort grossissement offre un grand nombre de petites étoiles opaques formées de granules réfringents appendus aux ramifications trachéennes. Le conduit principal, entouré d'un petit manchon, se rend directement à la pompe. La glande accessoire présente un cordon allongé pelotonné dans le thorax. Le canal accessoire, très grêle dans la région de l'anse céphalique, offre sur le trajet de l'anse abdominale (branche descendante) un manchon à utricules long de trois millimètres, nettement délimité.

Les genres *Riptortus*, *Alydus*, *Leptocorisa* et *Syromastes* sont, suivant la classification usuelle, placés dans la famille des Coréides. Le manchon à utricules, qui distingue l'appareil salivaire de ces Insectes, existe vraisemblablement chez toutes les espèces de ce groupe. La glande principale présente, elle aussi, un type de lobulation bien caractérisé.

Lygaeus saxatilis. — La glande principale, longue de 2 3/4 millimètres, est composée de cinq lobules : deux antérieurs (représentant ensemble le lobe antérieur de *Pyrrhocoris*) et trois postérieurs. Un lobule globuleux semblable à celui de *L. apuans* n'a pas été observé. — Le conduit principal rectiligne, entouré d'un manchon assez épais, mesure 3 1/2 millimètres de son point d'insertion jusqu'à la pompe. — La glande accessoire offre un canalicule chitineux visible par transparence jusqu'au bout du cordon. Le conduit accessoire forme une anse abdominale bien développée; son canalicule décrit à ce niveau une série de sinuosités régulières, à contours anguleux, enfermées dans un manchon à peu près droit. Cette disposition très particulière a été représentée déjà chez *L. apuans* (1er mémoire, fig. 5).

Odontopus varicornis (fig. 16). — La glande principale, placée au niveau de l'estomac, relativement très courte (2 mm.), semblable à celle de *Pyrrhocoris*, comprend, comme cette dernière, un lobe antérieur divisé en 2 parties, un lobe postérieur unique, élargi en forme de bonnet, et, sur le bord interne, un segment vésiculeux correspondant au lobule γ de P. Mayer. Le conduit principal se distingue de celui de *Pyrrhocoris* en ce qu'il forme un peu en arrière de la tête des anses beaucoup plus longues

et plus nombreuses, disposées en peloton. La longueur de ce conduit (déroulé), mesurée du hile glandulaire à la pompe, est de 21 millimètres, soit le triple environ du canal principal de *P. apterus*. La pompe salivaire est cylindrique. Les deux conduits débouchent sur sa face ventrale par deux orifices juxtaposés.

La glande accessoire, en forme de cordon, offre, comme chez les Géocores en général, un segment initial appendu par les trachées à l'organe principal et une partie moyenne pelotonnée derrière la tête. La longueur du cordon (déroulé) est de 11 à 12 millimètres. Le canalicule chitineux, visible par transparence, peut être aisément suivi d'un bout à l'autre. Le canal accessoire, relativement facile à préparer, se distingue de celui de *Pyrrhocoris* : 1° par sa longueur beaucoup plus considérable ; 2° par la présence d'un canalicule chitineux formant une série de sinuosités à peu près rectangulaires, remarquables par leur régularité et leur finesse. Ces sinuosités, au nombre de 300 environ, contenues, dans un manchon rectiligne, donnent lieu à un dessin d'une grande élégance.

Le canal accessoire s'abouche dans le conduit principal au moyen d'une branche commune divisée en Y, insérée comme toujours au niveau de l'isthme. La glande accessoire (déroulée) et le conduit qui lui fait suite ont une longueur totale de 30 millimètres.

On voit, en jetant un coup d'œil sur la figure, que l'appareil salivaire de l'*Odontopus* tient à la fois des genres *Pyrrhocoris* et *Lygaeus*. En effet, tandis que la glande principale est construite sur le type du *P. apterus*, la disposition du canal accessoire rappelle à tous égards celle des *Lygaeus apuans* et *saxatilis*. Remarquons enfin que les sinuosités (pelotons) du canal principal offrent chez notre espèce un degré de développement inconnu jusqu'ici chez d'autres types.

Chrysocoris stockerus (fig. 10). — L'appareil salivaire diffère de celui des Géocores en général, en ce que la glande principale est beaucoup plus ramifiée et le canal accessoire plus long et délié. Peut-être la structure lobulée est-elle en rapport avec la légèreté de cet Insecte; aussi preste qu'une

Mouche, la *Chrysocoris* prend son vol à la moindre alerte[1].

La dissection est rendue difficile par le fait que le contenu de la glande, extraordinairement visqueux, adhère aux aiguilles et s'agglutine au moindre contact en une masse blanchâtre qui empâte les lobules et altère leur forme et leurs contours. Il faut, pour réussir la préparation, isoler la glande en rompant les trachées, sans toucher à sa paroi.

La glande principale offre, comme d'ordinaire, un lobe antérieur et un lobe postérieur unis par un isthme; toutefois chaque lobe se divisant à son tour en digitations bi- ou trifurquées, l'organe se décompose en un grand nombre de lobules. On compte une dizaine de digitations antérieures, une dizaine de digitations postérieures étroites et allongées, et quelques lobules latéraux. La glande mesure 4 1/2 millimètres d'un bout à l'autre. Les cellules glandulaires, petites et nombreuses, montrent par transparence des noyaux de formes diverses, finement granulés. Le contenu de la cavité glandulaire, visqueux et transparent, offre une multitude de grains arrondis, homogènes et réfringents, à contours très nets. Les grains les plus gros mesurent 50 μ de diamètre. Le conduit principal, long de 5 1/2 millimètres, entouré d'un manchon assez épais, se rend directement à la pompe. La glande accessoire est un cordon mince, long de 20 millimètres, pelotonné derrière la tête, prolongé dans le thorax jusqu'à l'organe principal. De fines trachées retiennent son extrémité attachée à ce dernier. Son canal, très long et étroit, pénètre à l'intérieur de la tête, se replie, descend le long de l'œsophage et de l'estomac, forme un élégant serpentin au niveau de ce dernier, puis revient à la glande principale à peu près en ligne droite. C'est donc, contrairement à ce qu'on observe chez *Rhaphigaster*, sur la branche descendante (à environ 7 millimètres de la tête) que se trouvent les sinuosités serpentiformes. Entièrement déroulé, le conduit accessoire mesure 28 millimètres. La jonction des deux conduits se fait, au niveau de l'isthme, par une branche commune divisée en T.

La *Scutellera nobilis* (capturée à Trincomalie) offre une dispo-

1. Une lobulation, plus accusée encore, sera décrite tout à l'heure chez la Cigale.

sition analogue. L'insecte étant plus grand (2 cm.), la longueur de la glande principale est naturellement un peu plus forte (7-8 mm.). Il est ici encore, à cause de la viscosité du liquide glandulaire, extrêmement difficile d'obtenir l'appareil intact.

Miris calcaratus (fig. 14). — Cet insecte est, à cause de sa petite taille, difficile à disséquer. Il serait, je crois, impossible d'isoler les conduits principaux jusqu'à la pompe, tout en conservant intacts la glande accessoire et son canal. On peut réussir toutefois à préparer les parties essentielles en dissociant sur le porte-objet, dans quelques gouttes d'eau salée, l'abdomen et le thorax. Les glandes principales se voient, ainsi que les ampoules (réservoirs), à droite et à gauche de l'estomac, au niveau du métathorax.

La glande principale, longue de 2 1/2 millimètres, comprend 2 lobes de forme allongée réunis par un isthme étroit. Le lobe antérieur long d'un millimètre est atténué en pointe, le postérieur qui mesure 1 1/2 millimètre, plus irrégulier et sinueux, offre de petites bosselures proéminant dans les mailles du réseau trachéen. La trachée principale aborde la glande au niveau de l'isthme et se distribue immédiatement entre les deux lobes. Un deuxième tronc, presque aussi gros que la trachée principale, aborde le lobe postérieur par le bord interne. Ses ramuscules terminaux se résolvent sur toute la surface en un réseau à mailles fines comparable à un filet. Les cellules, de forme polygonale, montrent déjà à l'état frais un ou deux petits noyaux arrondis et bien distincts. Le conduit principal, long de 5 millimètres environ, se rend directement à la pompe.

La glande accessoire diffère de celle des Géocores proprement dites en ce que sa partie initiale forme un renflement ovoïde, à parois très minces, long d'un millimètre, semblable au réservoir des Hémiptères carnassiers. La glande se prolonge ensuite par un canalicule chitineux (canal accessoire) qui pénètre à l'intérieur de la tête, puis, revenant en arrière, forme quelques sinuosités irrégulières avant de s'aboucher au canal principal. Les sinuosités placées au niveau de la glande principale, retenues à celle-ci par les trachées, remplacent l'anse abdominale

des autres espèces. La longueur de la branche ascendante, du réservoir à la tête, est de 5 millimètres environ, celle de la branche descendante (déroulée) de 7 à 8. Les deux branches sont entourées d'un manchon assez épais, à surface bosselée, offrant une striation radiaire.

On voit que l'appareil salivaire de *Miris* représente une forme intermédiaire entre les Géocores proprement dites (végétariennes) et les types carnassiers (Réduvies et Hydrocores). Il sera intéressant de rechercher si les genres voisins (Capsides) possèdent, eux aussi, une glande accessoire à réservoir.

Calocoris bipunctatus. — L'appareil salivaire est semblable à celui de *Miris*, avec cette différence que le réservoir terminal de la glande accessoire est un peu plus allongé. Le canal accessoire, dont le manchon est plus épais que celui du conduit principal, forme plusieurs sinuosités appliquées sur ce dernier. Il est ici encore difficile d'obtenir l'appareil intact.

Harpactor iracundus (fig. 13). — Placées à droite et à gauche de l'œsophage, les glandes principales sont formées de deux lobes simples (non lobulés), un postérieur étroit et allongé long de 7 1/2 mm., prolongé jusqu'à mi-hauteur de l'estomac, et un antérieur plus petit (2 mm.), replié sur lui-même, atténué en pointe à son sommet. Les deux lobes, de structure identique, offrent une paroi mince, diaphane (sur les préparations à l'eau salée) et une cavité interne. Les limites cellulaires sont indistinctes. On remarque à la surface un riche réseau trachéen. Les glandes accessoires, situées en arrière des précédentes (au niveau de l'estomac), sont formées de trois lobes, un postérieur ovoïde, dilaté en forme de réservoir, un antérieur digitiforme et un médian, grêle et allongé, appliqué sur l'estomac. Le canal collecteur s'insère à la jonction des trois lobes sur une papille de forme conique revêtue à l'intérieur de petites cellules polyédriques. Il y a, comme dans l'organe principal, une paroi mince, translucide et une vaste cavité. La glande entière mesure 5 millimètres de longueur. Les trachées qui l'unissent intimement à l'estomac rendent la dissection du troisième lobe particulièrement difficile. Le canal principal, long de 5 1/2 millimètres, se porte directement à la pompe. Le canal accessoire,

qui remonte jusqu'à l'intérieur de la tête, forme une anse céphalique allongée, sans sinuosités, puis revient en arrière et s'abouche au conduit principal sur une papille commune située au niveau de l'isthme (dans le prothorax). Le canalicule, finement strié en travers, n'a (au lieu de manchon) qu'un mince revêtement de cellules plates.

La pompe salivaire, à parois minces, ressemble à un petit entonnoir de forme conique. Le support chitineux, presque incolore, aminci et allongé, offre dans sa partie moyenne une épine dirigée en arrière.

Deux *H. iracundus*, capturés en Valais par H. Faes, renfermaient des parasites de forme conique, blancs, longs de 1/2 à 1 millimètre, implantés dans la paroi de l'estomac; celle-ci était, sur plusieurs places, traversée de part en part.

L'*H. iracundus* se rencontre dans la partie chaude du Valais, tantôt sous les pierres dans les endroits arides, tantôt sur les fleurs, ou encore au vol. J. Jullien, qui l'a observé à Savièze, m'écrit que l'*Harpactor* s'attaque de préférence aux chenilles rases (non poilues) et à une Araignée (*Thomysus albus*). Une particularité de cet Insecte est, qu'après avoir piqué sa victime, il la jette d'ordinaire au bas de la plante sur laquelle elle se trouvait, puis la traîne sous un caillou où il la laisse « faisander ». Cet observateur a vu maintes fois des *Harpactor* en train de sucer une chenille à demi liquéfiée par la putréfaction. Cette habitude explique la gravité de sa piqûre. Jullien a observé une petite fille qui, à la suite d'une piqûre de cet Insecte au pouce gauche, eut le bras enflé jusqu'à l'épaule, dur et douloureux, d'un blanc mat, puis de couleur violette. L'enfant souffrit de fièvre et d'insomnie. Après la guérison, l'épiderme se détacha par lambeaux. Redoutant à juste titre la piqûre de l'*Harpactor*, les Saviézans l'ont surnommé le « diable rouge ». La salive de l'*Harpactor* est d'ailleurs d'elle-même déjà toxique. J'ai observé un Taon qui, enfermé dans un tube en compagnie de cet Insecte, succomba à sa piqûre en quelques minutes.

Reduvius personatus (fig. 11). — L'appareil salivaire, très semblable à celui de l'*Harpactor*, se distingue de ce dernier par les caractères qui suivent : La glande principale est moins

allongée, son lobe antérieur relativement un peu plus large et moins courbé. La glande accessoire est bilobée, en forme de bissac. Son lobe postérieur, à peu près triangulaire, offre un prolongement grêle et allongé, qui représente sans doute le troisième lobe de l'*Harpactor*. Cet organe, qui adhère étroitement à la partie antérieure de l'estomac, est, comme chez l'espèce précédente, difficile à isoler. Les parois des deux glandes sont minces, presque diaphanes. Le canal principal, légèrement rembruni, large de 15 μ, se porte directement à la pompe. Le canal accessoire s'insère sur la glande du même nom à la jonction des deux lobes. Plus large à l'origine (diam. 40 μ), il s'amincit peu à peu, n'offrant plus au niveau de l'anse céphalique que 13 μ d'épaisseur. Sa jonction avec le conduit principal se fait sur une papille commune, large de 40 μ, placée au niveau de l'isthme. Les deux conduits offrent un canalicule strié en travers, avec un mince revêtement de cellules plates.

Le support chitineux est grêle, presque incolore. La pompe salivaire, de forme conique, présente à sa face ventrale une protubérance arrondie sur laquelle s'abouchent par une ouverture commune les deux conduits principaux.

La salive du *R. personatus* a des propriétés toxiques comme celle de l'*Harpactor*; la piqûre de cet Insecte est douloureuse. — **H. Frey Gessner** m'a rapporté le cas d'un enfant cruellement piqué dans son lit, par de jeunes Réduvies, encore à l'état de larves. — **L. Fairmaire** a présenté à la Société entomologique de France (1876, XXI), une Réduvie de l'Argentine, dont la piqûre, très redoutée, fait enfler d'une manière inquiétante le membre atteint. — En somme l'appareil salivaire des *Harpactor* et des *Reduvius* est construit sur le type de celui des Hydrocores. La glande principale rappelle il est vrai celle de certaines Géocores (*Pentatoma*, *Nabis*), mais la glande accessoire, entièrement différente, se rapproche beaucoup plus de l'organe des Hydrocores connu sous le nom de *réservoir*. Les canaux collecteurs, courts et rectilignes, sont comme ceux des Hydrocores privés de manchon. Ces caractères qui rapprochent les Réduvies et les Hydrocores, s'expliquent par les habitudes carnassières de ces deux groupes.

Metastemma guttula (fig. 15). — La glande principale, placée immédiatement derrière la tête, comprend un lobe antérieur court, et un lobe postérieur long, à contours sinueux. Sa longueur totale est de 2 1/2 millimètres. Le canal principal très court, entouré d'un petit manchon, se rend directement à la pompe. La glande accessoire est un petit sac allongé, digitiforme, un peu renflé dans sa partie postérieure. Cette dernière portion est intimement unie à l'estomac par une trachée difficile à isoler. Le canal chitineux se dégage de la glande au point de jonction des 3/4 antérieurs avec le quart postérieur. Un peu dilaté dans sa partie initiale, il est entouré à ce niveau d'un manchon relativement très large à surface inégale et bosselée. Graduellement rétréci du côté de la tête, entouré d'un manchon plus étroit, il forme une anse céphalique courte, puis, revenant en arrière, rejoint le conduit principal au niveau de l'isthme. La paroi est distinctement striée en travers. — En somme l'appareil salivaire du *Metastemma* se rapproche de celui de l'*Harpactor*. Il en diffère toutefois : 1° par la glande accessoire en forme de sac allongé, simple, privée d'appendice ; 2° par le manchon du canal accessoire qui est plus développé que celui des Réduvies et même, dans sa partie initiale, plus épais que celui des Géocores végétariennes.

Naucoris spec. (fig. 12). — La partie basilaire des stylets internes se trouve, comme chez la Ranâtre, en arrière de la tête, à l'intérieur du thorax. Deux baguettes chitineuses, détachées du bord dorsal du trou occipital, les accompagnent à quelque distance en vue de l'insertion des muscles rétracteurs. L'appareil salivaire rappelle celui de *Nepa* et *Ranatra*. La glande principale comprend deux lobes oblongs, insérés à angle droit l'un sur l'autre, formés de grains arrondis (unicellulaires). Le lobe antérieur est un peu plus petit que le postérieur, le contenu des grains plus opaque. Il y a, comme chez la Nèpe, un acinus plus volumineux, d'un blanc de lait, situé au niveau de l'isthme. D'autres grains, appartenant au lobe postérieur, sont, chez quelques exemplaires, entièrement transparents. Le canal collecteur, inséré entre les deux lobes, se rend directement à la pompe. La glande accessoire offre un réservoir

à parois minces, diaphane, assez ventru, et une partie étroite, appliquée sur l'estomac, attachée à ce dernier par des rameaux trachéens. Sa longueur est de 7 1/2 millimètres. Issu du bout antérieur du réservoir, le canal accessoire forme une anse courte visible sans préparation, derrière la tête; revenant ensuite en arrière, il rejoint le canal principal à son point d'insertion. Les deux conduits offrent un canalicule strié en travers, large de 29-30 μ, entouré d'un manchon très mince. Le canalicule accessoire présente à la sortie du réservoir un diamètre un peu plus fort (40 μ). La pompe est petite, cylindrique, presque transparente.

Cicada orni (fig. 17). — Les glandes salivaires sont formées de lobules digitiformes, longs de 2 à 3 millimètres, larges de 0.3, de couleur blanchâtre, disposés en rosettes ou en bouquets. Situés en partie dans la tête, en partie dans le prothorax, ces organes apparaissent dès que l'on a détaché les téguments et enlevé les vésicules trachéennes superficielles. Les trois ganglions ocellaires, chargés d'un pigment rouge, reliés par un tronc commun à la face dorsale du cerveau, se trouvent entre les bouquets glandulaires antérieurs. Il y a deux paires de bouquets glandulaires, une antérieure (gl. principale) qui émet le canal principal, et une postérieure (gl. aberrante) unie à la glande principale par un cordon très court. Les bouquets droits et gauches sont contigus sur la ligne médiane; le cerveau et l'œsophage se trouvent entre deux dans la profondeur. Une troisième glande, filiforme, offrant un petit peloton sur son parcours, s'abouche à l'origine du canal principal. Il y a donc, comme chez le Fulgore et chez la Nèpe, trois canaux confluents sur le même point à la face profonde de l'organe principal.

La glande principale comprend deux espèces de digitations : des digitations plus grandes, au nombre de 16 à 20, de couleur blanche, et des digitations de taille moindre, plus ou moins transparentes, de couleur jaunâtre, formant un petit groupe difficile à débrouiller. Les lobules (grands et petits) convergent tous ensemble vers l'origine du conduit principal et s'abouchent sur celui-ci par une extrémité atténuée en pointe. Les digitations de la deuxième forme sont souvent bi- ou trifurquées.

Le conduit principal offre cette particularité qu'il s'unit après un trajet très court (0.7 mm.) à celui du côté opposé. Le tronc commun résultant de l'union des deux conduits, long de 1 1/2 millimètre seulement, se porte directement à la pompe. Les deux canaux forment ainsi une figure en Y, qui rappelle la disposition observée chez le Fulgore, avec cette différence, que dans ce dernier genre la jonction se fait plus près de la pompe[1]. Les trois branches de l'Y sont constituées par un canalicule étroit (26 μ), de calibre égal, finement strié en travers, entouré d'un petit manchon.

Située un peu en arrière de la précédente, la *glande aberrante* comprend une vingtaine de digitations semblables à celles du bouquet principal, mais un peu plus grandes (3 millimètres), plus transparentes et plus faciles à isoler (mieux détachées).

La glande aberrante est unie à l'organe principal par un cordon court et épais (longueur 3 millimètres, épaisseur 0. 16) qui diffère de ses congénères, en ce qu'au lieu d'un manchon cellulaire, il a un revêtement opaque, surtout formé de trachées, offrant une teinte jaunâtre assez marquée. On se convainc toutefois, en dissociant les trachées, que ce cordon renferme un canalicule chitineux et représente bien le canal collecteur de la glande aberrante.

L'*organe filiforme* est un tube très fin et délicat mesurant environ 20 millimètres de longueur. Commençant par une extrémité libre arrondie en cul-de-sac, il forme plusieurs anses pelotonnées derrière la tête, puis se portant à la face profonde du bouquet antérieur, rejoint le canal principal à son point d'insertion. Composé de deux segments distincts, il offre dans sa partie distale un tube relativement large (160 μ) à parois épaisses, garni à l'intérieur de cellules mal délimitées, difficiles à distinguer. La longueur de cette partie est de 16 à 17 millimètres. Le segment proximal, notablement plus court (3 1/2 millimètres), offre un canalicule chitineux entouré d'un petit manchon, comme les conduits collecteurs en général. A la jonction

1. La réunion des conduits collecteurs en un canal unique a été observée déjà par **Léon Dufour** (Recherches anatomiques sur les Cigales. *Ann. des sc. nat.*, V, 1825, p. 155).

des deux segments se trouve une petite rosette comprenant quelques lobules glandulaires atrophiés. La portion du canal qui précède ladite rosette offre des bosselures inégales de couleur jaunâtre. On voit que l'organe filiforme rappelle quelque peu la glande accessoire des Hétéroptères, mais diffère cependant de par la rosette intercalaire et par la structure particulière du segment distal[1].

La pompe salivaire de la Cigale a l'aspect d'une petite cloche de couleur brune, longue de 0.4 mm. sur 0.3 de largeur. Le piston, strié longitudinalement, se distingue par sa teinte plus foncée. La lame chitineuse destinée à l'insertion du muscle aspirateur est divisée en deux pointes. Le canal afférent (unique) offre à son embouchure un renflement arrondi. Le canal efférent est (à l'opposé de celui de Fulgore) parfaitement rectiligne.

Pour ce qui est de leur structure histologique, les digitations glandulaires offrent une cuticule externe supportant les trachées et à l'intérieur un cytoplasme grisâtre sans limites cellulaires distinctes, avec un noyau ramifié à branches multiples. Il y a selon toute apparence, comme dans l'acinus du Fulgore, un seul noyau par lobule, malgré les dimensions relativement considérables de ce dernier. La présence de ces noyaux ramifiés donne lieu sur les pièces fraîches (lobules entiers observés dans l'eau salée) à une apparence particulière. Les branches terminales étant d'ordinaire un peu dilatées, on voit dans chaque lobule un grand nombre de petits renflements reliés les uns aux autres par des ponts étroits. Ces renflements, qui tranchent sur le fond granuleux par leur réfringence un peu plus forte, sont des ramifications nucléaires étalées à la surface. De telles préparations (fig. 18), par le fait qu'elles montrent l'ensemble du noyau ramifié, complètent les notions acquises au moyen des coupes. Signalons enfin, en sus du grand noyau ramifié, la présence de petits noyaux multiples, situés à la surface du lobule. Ces derniers éléments, distincts sur les pièces colorées à l'hémalun, appartiennent à de petites cellules plates, placées

1. L'organe filiforme, déjà entrevu par **L. Dufour**, a été comparé par cet auteur au réservoir des Hydrocores.

en dessous de la cuticule, et destinées sans doute à la formation de cette membrane.

A propos des noyaux ramifiés, il est intéressant de remarquer que les formations de ce genre paraissent être un trait caractéristique des glandes salivaires des Insectes, ainsi que de leurs homologues les filières des chenilles. **Balbiani** a décrit des noyaux ramifiés chez *Chironomus*, **Korschelt** et **Meves** chez le Ver-à-soie, **Henneguy** chez *Lyda pyri*[1]. Les chenilles de Teigne (*Hyponomeuta*) en offrent également de beaux exemples. Et pourtant ce n'est pas là une disposition constante, puisque, chez les Géocores, les glandes salivaires ont des noyaux simples, ovalaires ou arrondis. On peut donc observer dans un même ordre d'Insectes des différences marquées dans la structure de ces noyaux.

En somme l'appareil salivaire de la Cigale se rapproche de celui du Fulgore : 1° par la présence d'acini pleins, unicellulaires, à noyaux ramifiés ; 2° par la présence, à la face profonde de la glande principale, d'un hile trifurqué. Il s'éloigne de ce dernier : 1° par l'absence de la grosse glande abdominale, remplacée ici par l'organe filiforme ; 2° par la forme allongée des acini et le groupement de ceux-ci en rosettes ou en bouquets ; 3° par la disposition des canaux principaux unis en forme d'Y près de leur point d'insertion.

Résumé.

Faisant le compte des Hémiptères étudiés dans les deux mémoires, nous avons un total de 29 genres répartis comme suit : I. — Hétéroptères. 1. Géocores. — *a*) *Végétariens* : Rhaphigaster, Tetracanthus, Nezara, Tropicoris, Mormidea, Coptosoma, Graphosoma, Syromastes, Riptortus, Alydus, Leptocorisa, Pyrrhocoris, Lygaeus, Odontopus, Nabis, Miris, Calocoris, Chrysocoris, Scutellera. *b*) *Carnassiers* : Harpactor, Reduvius, Metastemma. 2. Hydrocores : Notonecta, Corisa, Nepa, Naucoris, Ranatra. II. — Homoptères. Fulgora, Cicada.

1. Voir Henneguy, *les Insectes*, 1904, p. 461-465.

L'appareil salivaire comprend chez tous les genres observés une glande principale, dont le canal excréteur (c. principal) se rend directement à la pompe, et une glande accessoire, dont le canal excréteur (c. accessoire) rejoint le conduit principal à son point d'insertion. La glande principale, est chez la plupart des espèces, composée de deux lobes (antérieur et postérieur), reliés par un isthme. L'épithélium qui revêt les deux lobes appartient à deux différents types, en rapport probablement avec deux sortes de fonctions. Les deux lobes sont, chez quelques espèces (Coréides, Scutellérides, Cigales), divisés ou lobulés. Ces lobes, ordinairement creux, se transforment chez quelques espèces (*Notonecta*) en un corps compact. — Parfois (*Nepa*, *Ranatra*, *Fulgora*, *Cicada*) la glande principale comprend, à côté d'un lobe normalement placé, un lobe écarté ou aberrant. La paroi de la glande est, chez ces mêmes genres, formée de grains arrondis ou ovalaires séparés les uns des autres, répondant chacun à une cellule à noyau ramifié. La même disposition s'observe également chez *Naucoris*. — La glande accessoire, en forme de cordon chez les Géocores végétariennes, offre chez les espèces carnassières une dilatation connue sous le nom de *réservoir*. La vésicule transparente, qui termine la glande accessoire des Géocores *Miris* et *Calocoris*, représente une transition entre ces deux formes. — Très long chez les Hémiptères végétariens, formant des sinuosités multiples, le canal accessoire des espèces carnassières est au contraire beaucoup plus court. On remarque au surplus que le manchon qui entoure ledit canal, atteint chez les végétariens une épaisseur bien plus grande. — Les serpentins les plus remarquables s'observent chez les Pentatomides et Scutellérides. Chez d'autres (*Lygaeus*, *Odontopus*), le canalicule forme de petites sinuosités régulières englobées dans un manchon droit. L'espèce de revêtement désigné sous le nom de *manchon à utricules* s'observe spécialement chez les Coréides (*Syromastes*, *Riptortus*, *Alydus*, *Leptocorisa*). — Un manchon d'une forme particulière, relativement court et épais se rencontre chez *Coptosoma*. — Le cordon accessoire (organe filiforme) de *Cicada* offre sur son trajet une glande lobulée en forme de rosette. — Chez *Fulgora* la glande accessoire est

représentée par un organe compact montrant à l'intérieur des noyaux ramifiés.

Malgré ces différences, l'appareil salivaire des Hémiptères peut être ramené à une forme ancestrale unique. L'appareil primitif comprenait vraisemblablement deux glandes trilobées, une droite et une gauche, chacune avec son canal excréteur. De ces trois lobes, deux restés rapprochés l'un de l'autre (unis par un isthme) ont constitué la glande principale. Le troisième, transformé en un diverticule spécial de forme allongée, a engendré la glande accessoire qui débouche comme à l'origine au niveau de l'isthme. La formation du lobe aberrant observé chez quelques espèces, s'explique par l'écartement anormal de l'un des lobes principaux.

Explication des figures des Planches.

PLANCHE XVI.

FIG. 1. — *Tetracanthus incarnatus*. Moitié de l'appareil salivaire. × 13.

FIG. 2. — Le même. Confluent des conduits collecteurs. × 200.

FIG. 3. — *Nezara viridula*, larve avant la dernière mue. Moitié de l'appareil salivaire. × 20.

FIG. 4. — *Tropicoris rufipes*. Glande salivaire principale avec le confluent des conduits collecteurs et une partie du réseau trachéen. × 28. La moitié gauche répond au lobe postérieur.

FIG. 5. — *Mormidea nigricornis*. Moitié de l'appareil salivaire. × 13.

FIG. 6. — *Coptosoma globus*. Moitié de l'appareil salivaire. × 60.

FIG. 7. — *Riptortus linearis*. Moitié de l'appareil salivaire. × 13.

FIG. 8. — Le même. Manchon à utricules du canal accessoire, partie antérieure. × 230.

PLANCHE XVII.

FIG. 9. — *Alydus calcaratus*. Moitié de l'appareil salivaire. × 27.

FIG. 10. — *Chrysocoris stockerus*. Moitié de l'appareil salivaire. × 31.

FIG. 11. — *Reduvius personatus*. Appareil salivaire, avec le pharynx, l'œsophage et l'estomac. × 9.

FIG. 12. — *Nauroris spec.* Moitié de l'appareil salivaire, avec le pharynx, l'œsophage et l'estomac. × 10.

FIG. 13. — *Harpactor iracundus*. Moitié de l'appareil salivaire, avec le support chitineux, le pharynx, l'œsophage et l'estomac. × 14.

FIG. 14. — *Miris calcaratus*. Moitié de l'appareil salivaire. × 21.

FIG. 15. — *Metastemma guttula*. Glandes principale et accessoire, avec le canal accessoir et une partie du conduit principal. × 21.

PLANCHE XVIII.

FIG. 16. — *Odontopus varicornis*. Moitié de l'appareil salivaire, avec les stylets et le support chitineux. × 13.

FIG. 17. — *Cicada orni*. L'appareil salivaire, avec la pompe et les muscles aspirateurs. × 9.

FIG. 18. — La même. Partie d'un lobule glandulaire montrant le noyau ramifié. Alcool. Hémalun. × 120.

FIG. 19. — *Leptocorisa varicornis*. La glande salivaire principale avec le manchon à utricules intercalé sur la branche descendante du conduit accessoire. × 38.

ÉTUDE SUR LES MITOCHONDRIES
DES PROTOZOAIRES ET DES CELLULES SEXUELLES

Par E. FAURÉ-FREMIET.

(*Travail du laboratoire de cytologie de l'École des Hte̊s Études au Collège de France*)

PLANCHES XIX-XXII.

Les cytologistes ont longtemps négligé le protoplasma de la cellule au profit du noyau; celui-ci, plus colorable c'est-à-dire plus facile à étudier, et plus attrayant par la complexité de sa structure, attira tout d'abord l'attention des observateurs. Aussi le cytoplasma fut-il souvent considéré comme un élément d'importance secondaire; quelque chose comme la « cuisine du noyau » a-t-on dit. Et lorsque l'on construisit de grandes théories, le noyau reçut le beau rôle.

Pourtant, certaines complications introduites dans les méthodes de fixation et de coloration de la cellule ont permis, depuis quelques années, de réaliser de grands progrès dans la connaissance du cytoplasma. On devrait plutôt dire que chaque détail cytoplasmique nouvellement décrit reçut un nom et se vit attribuer une ou plusieurs fonctions; il en est résulté, dans bien des cas, la confusion d'objets différents et la séparation d'objets identiques. Le mot « mitochondrie », désignant des granulations particulières, est le plus récent de ces termes, et il a fait fortune.

Ce n'est pas qu'il soit excellent, mais on doit lui rendre justice : il n'est guère compromettant. Ce n'est pas que l'objet qu'il désigne soit nouveau : **von La Valette St-George** l'avait déjà décrit sous le nom de cytomicrosome, **Altmann** sous le nom de bioblaste, **Kunstler** sous le nom de sphérule, **Bouin**

sous celui d'ergastoplasma. C'est probablement, semble-t-il, parce que la notion de mitochondrie s'est dégagée d'observations plus précises, faites avec des méthodes plus spéciales.

Que sont donc les mitochondries, et quel est leur rôle dans la cellule? Telles sont les deux questions auxquelles ce travail devrait pouvoir répondre. J'ajoute aussitôt qu'il n'y répond pas.

Quelle idée comportant un minimum d'hypothèses peut-on se faire actuellement de la nature et du rôle des mitochondries, voilà simplement le but que je me suis proposé.

Mais on a trouvé des mitochondries dans les cellules les plus diverses. On les a trouvées dans les tissus glandulaires, on a étudié leurs variations aux différentes phases de la sécrétion, et l'on a conclu qu'elles jouent un rôle actif dans ces phénomènes. On les a trouvées dans les cellules sexuelles, on a suivi leur évolution dans l'œuf, et l'on a conclu qu'elles jouent un rôle dans la vitellogenèse; on les a suivies dans le développement de l'embryon, et l'on a conclu qu'elles jouent un rôle dans l'hérédité. Devant l'étendue des questions que soulève l'étude des mitochondries, j'ai dû limiter le présent travail. J'ai laissé de côté les mitochondries des tissus glandulaires, dont l'étude nous porterait au cœur même d'une question considérable : celle de la sécrétion. Au point de vue purement histologique, l'étude de cette question comporte déjà une énorme bibliographie; elle entraîne d'importantes discussions sur les rapports des mitochondries avec l'ergastoplasma; elle demanderait une revision très complète des faits connus, appuyée sur l'expérimentation physiologique. *Elle demanderait surtout que l'on sût d'abord ce qu'est une mitochondrie.*

C'est ce dernier point que je me suis proposé d'étudier ici, soit en m'appuyant sur des recherches personnelles, soit en compilant les résultats obtenus par les auteurs, soit en faisant autant que possible l'un et l'autre à la fois. A cet effet, je me suis adressé aux mitochondries des Protozoaires et des cellules sexuelles mâles et femelles.

Je dois dire un mot pour justifier ce choix et cet assemblage.

On sait comment Hæckel compare un Métazoaire à l'état d'œuf non segmenté à un Protozoaire, en vertu de la loi qui veut que l'embryogénie répète la phylogénie. Au point de vue théorique, les cellules de la lignée sexuelle, qui se multiplient par bipartition jusqu'à ce qu'elles se différencient en œuf ou en spermatozoïde, lesquels ne peuvent plus se développer qu'après la fusion de l'un avec l'autre, peuvent être comparées aux nombreux individus issus par bipartition d'un seul Protozoaire, qui ne peuvent plus se multiplier, au bout d'un certain temps, qu'après un phénomène de conjugaison. Seulement, chez le Métazoaire, des cellules somatiques se multiplient et se différencient en même temps que les cellules du *germen*; tandis que chez les Protozoaires, toutes les cellules, c'est-à-dire tous les individus, sont des cellules germinatives.

D'autre part, si le Protozoaire est un organisme monocellulaire, il n'en est pas moins vrai qu'il est un organisme complet se suffisant à lui-même et trouvant en lui-même ce qui est nécessaire à l'accomplissement de toutes les fonctions essentielles de la vie. Il assimile lui-même, il élabore lui-même ses substances deutoplasmiques, il possède des organes moteurs, contractiles, etc. Une telle cellule, souvent très différenciée dans ses parties, mais nullement spécialisée dans son ensemble, ne peut pas être comparée à une cellule somatique, toujours plus ou moins spécialisée; elle ne pourra même pas être absolument comparée à une cellule germinative, dont le développement serait impossible en dehors de l'épithélium et de l'organe qui lui a donné naissance. Pourtant les rapports d'un Protozoaire seront plus étroits avec celle-ci qu'avec la première, car une cellule sexuelle doit contenir toutes les potentialités de l'organisme auquel elle pourra donner naissance, et elle doit posséder des ressources personnelles propres à assurer le développement de celui-ci. Aussi observe-t-on dans la cellule germinative des phénomènes d'élaboration, particulièrement développés dans l'élément femelle, et des phénomènes de différenciation en rapport avec la motilité, particulièrement développés chez l'élément mâle; élaboration et différenciation qui n'ont pas d'autre fin que ces cellules elles-mêmes ou plutôt que l'œuf qu'elles doivent constituer. A

ce point de vue, un Protozoaire et une cellule germinative peuvent être opposés à une cellule somatique qui fonctionne non seulement pour elle-même, mais encore pour tout l'organisme dont elle fait partie, et qui à cet effet accomplit, en quelque sorte avec exagération, une fonction déterminée.

C'est pourquoi j'ai réuni l'étude des mitochondries des Protozoaires et des éléments sexuels dans un même travail, en réservant pour un autre la question des mitochondries somatiques, de leurs rapports avec l'ergastoplasma et de leur rôle dans les phénomènes de sécrétion.

J'ai trouvé d'autre part un avantage à cette combinaison; c'est que les mitochondries des Protistes, comme celles des cellules germinatives, sont relativement faciles à étudier à l'aide de méthodes très variées, ce qui est précieux si l'on cherche à se renseigner sur leur constitution intime; celles des cellules glandulaires se prêtent au contraire à l'étude expérimentale de leur rôle physiologique. Or le rôle physiologique des mitochondries ne pourra être étudié fructueusement que si l'on a quelques données positives sur la nature de ces granulations.

Je me suis donc attaché, dans cette étude, à recueillir tout ce qui pouvait donner quelque indication sur la nature des mitochondries; à cet effet je n'ai pas cru devoir séparer l'étude de ces microsomes, dont l'existence a pu être niée, de l'étude du cytoplasma qui les baigne et qui peut donner sous l'action des réactifs tant de figures illusoires. J'ai examiné les divers aspects morphologiques que pouvaient prendre ces granulations qui constituent parfois des éléments complexes : Nebenkern ou masses vitellogènes. J'ai noté toutes les transformations que les mitochondries pouvaient subir pendant l'évolution de la cellule qui les renferme, modifications souvent très profondes qui peuvent déjà donner quelques indications sur leur rôle physiologique. Enfin je me suis efforcé de chercher si les propriétés de ces éléments, vis-à-vis des réactifs employés en histologie, permettaient d'acquérir des notions positives sur leur nature chimique, en appliquant les résultats que j'ai obtenus avec mes excellents amis A. Mayer et G. Schæffer dans les recherches que nous exposerons dans ce même journal.

Un tel programme m'a conduit à négliger complètement les hypothèses déjà nombreuses qui ont été faites au sujet des mitochondries ainsi qu'à éviter autant que possible d'en faire de nouvelles. Que l'on me permette ici quelques réflexions. **Altmann** a donné une grande importance biologique à ses *granula* qui sont souvent des mitochondries; il les a considérés comme des organismes élémentaires dont l'ensemble constitue la cellule, unité complexe déjà. **Kunstler**, dont les *sphérules* sont également des mitochondries, leur a accordé une importance presque semblable. D'autres auteurs, tout au contraire, ont considéré ces éléments comme des corps inertes, non vivants, comme des produits deutoplasmiques. Une discussion sur ce sujet serait fort importante, si elle ne portait en grande part sur des mots. Lorsque nous voyons dans une cellule un globule graisseux, un corpuscule vitellin, une granulation albuminoïde qui s'accroissent jusqu'au moment où ils sont résorbés ou expulsés, nous admettons qu'ils ne font pas partie intégrante de la cellule, qu'ils résultent du fonctionnement de celle-ci, ou qu'ils sont utilisés pour ce fonctionnement, mais qu'ils ne participent pas à ce fonctionnement. Lorsque nous voyons au contraire le noyau de la cellule, ou bien un leucite, nous admettons que ces éléments font partie de la cellule, qu'ils représentent une partie de son organisation; nous les voyons grandir et se diviser comme la cellule elle-même, et l'expérience montre qu'ils participent activement au fonctionnement de celle-ci. On en conclut que le noyau et le leucite sont *vivants*, que le globule graisseux *ne l'est point*. Ainsi schématisée la distinction semble claire; dans bien des cas malheureusement, elle n'est presque plus que verbale, et il est souvent difficile d'appliquer les termes si justes de *substance formatrice* et de *substance formée*. Le cas des mitochondries est, à cet égard, assez délicat. Il me semble d'ailleurs qu'une telle distinction est encore d'importance secondaire; les faits doivent être observés d'abord; lorsqu'on saura clairement ce que signifie *vivant* et *non vivant*, lorsqu'on ne sous-entendra plus sous ces mots, même inconsciemment, la notion métaphysique de l'être, alors il sera toujours temps d'épiloguer sur la nature des mitochondries. Pour ma part,

quand je montrerai que ces éléments se multiplient par bipartition, qu'ils renferment des acides gras ou que des substances graisseuses indiscutablement deutoplasmiques apparaissent autour d'eux ou entre eux, je dirai simplement que des faits comparables ont été observés à propos des leucites des végétaux, et je crois qu'il est actuellement inutile d'insister sur des distinctions incertaines, qui n'apporteraient d'ailleurs aucun éclaircissement.

J'ose à peine, en terminant cette introduction, exprimer à mon maître, M. le professeur **Henneguy**, toute ma profonde reconnaissance. Son enseignement, et plus encore peut-être ses conseils de chaque jour, l'atmosphère du laboratoire, les réflexions échangées à propos de mille détails ou de tant d'idées, ont pour moi un prix inestimable, devant lequel cette modeste contribution à l'étude d'une question cytologique si spéciale, est bien peu de chose.

Je dois pourtant à mon maître des remerciements immédiats pour les figures inédites qu'il a bien voulu m'autoriser à reproduire, en même temps que quelques figures extraites de son ouvrage sur les Insectes, et pour les préparations qu'il a bien voulu me communiquer. Je dois aussi, à cet égard, remercier M. **Lécaillon**, Mlle **Loyez**, le Dr **Lams**.

Paris, novembre 1909.

SOMMAIRE

Ier Partie. — **Les mitochondries des Protozoaires.**

Historique.

I. La structure du protoplasma.
II. Granules, sphérules, mitochondries.

Étude du cytoplasma des Protozoaires.

I. Méthodes.
II. Substance fondamentale. Type homogène.
III. — Type inhomogène.
IV. Les mitochondries. Caractères généraux.
V. — Disposition générale.
VI. — Rôle anatomique.
VII. — Multiplication.
VIII. — Variations fonctionnelles.
IX. — Résumé.

2e Partie. — **Les mitochondries des cellules sexuelles.**

Historique.

I. La structure du protoplasma.
II. Les mitochondries en général.

Étude des mitochondries des cellules sexuelles.

I. Aspect général. Réactions microchimiques.
II. Disposition générale.
III. 1er type. Chondriome diffus sans différentiation.
IV. 2e — Nebenkern mitochondrial.
V. 3e — Chondriome expulsant un Nebenkern.
VI. 4e — A (chondriome diffus) } Chondriome élaborant le deuto-
VII. 4e — B (masse vitellogène) } plasma.
VIII. Opinions diverses concernant le noyau accessoire et le noyau vitellin.

Conclusions.

I

LES MITOCHONDRIES DES PROTOZOAIRES

HISTORIQUE

I. — La structure du protoplasma.

Lorsque **Dujardin**, en 1841, publia son ouvrage sur les Infusoires et proposa de « nommer sarcode la matière glutineuse, diaphane, homogène, élastique et contractile » qui constitue ces microorganismes, la notion de cellule commençait à peine à se préciser. **Schleiden** et **Schwann** venaient de fonder la théorie cellulaire; **Purkinje** (1840) créait le mot protoplasma, dont **Hugo von Mohl** allait étendre le sens et consacrer l'usage; mais c'était seulement quinze ans plus tard, en 1856, que **Leydig** devait donner de la cellule une définition qui, reposant sur l'existence du *protoplasma* et du *noyau*, affirmait l'importance primordiale de la substance même de cet organite.

Dujardin était un observateur d'une grande sagacité et un esprit profondément philosophique. Il s'excuse dans son livre de trop parler de lui, et de parler en son seul nom; c'est que, « sur un sujet si mal connu, ajoute-t-il, *je n'ai dû parler que de ce que j'ai vu* ». Il savait que, seuls, les faits doivent rester, et

il recherchait ceux-ci avec une inépuisable patience. Il avait travaillé au perfectionnement du microscope; il connaissait à fond cet instrument et ses défauts. Il étudiait les microorganismes en observateur minutieux, et plus encore, peut-être, en expérimentateur. Toujours prêt quand il le pouvait, à expliquer un phénomène d'une manière simple, de tendance nettement mécaniste, il ne s'abandonnait jamais à la satisfaction facile des théories. On conçoit dès lors avec quelle hauteur d'esprit et quelle indépendance de vue il put exposer ses recherches.

C'est en décembre 1835 que **Dujardin** publia pour la première fois ses observations sur le sarcode. « Cette substance, dit-il, se montre parfaitement homogène, élastique et contractile, diaphane, et réfractant la lumière un peu plus que l'eau mais beaucoup moins que l'huile. On n'y distingue absolument aucune trace d'organisation, ni fibres, ni membranes, ni apparence de cellulosité ». Isolée dans l'eau par diffluence de l'Infusoire, elle forme des masses globuleuses, qui peuvent se creuser spontanément de vacuoles; mais ceci « pourrait être un phénomène physique et non organique ». « Ses propriétés d'être insoluble, mais décomposable dans l'eau; *d'être coagulée par l'acide nitrique, par l'alcool et par la chaleur*; de se dissoudre bien moins que l'albumine dans la potasse, qui paraît seulement hâter sa décomposition par l'eau; sa faible réfringence et son caractère de viscosité et d'élasticité, m'avaient paru suffire pour la distinguer des autres produits de l'organisme, tels que l'albumine, le mucus et la gélatine. La singulière faculté de se creuser de vacuoles remplies d'eau m'avait paru tenir à un reste de vitalité qui l'aurait encore plus essentiellement distingué des substances que j'ai citées. Mais *nous connaissons si peu ce que l'on a confondu sous le nom commun d'albumine*, qu'il n'est peut-être pas impossible que diverses substances, essentiellement différentes, aient les caractères que j'ai assignés au sarcode ».

Dujardin convient, étant donné cette conception, qu'il est difficile d' « expliquer » le fonctionnement. Et il ajoute : « Au lieu de dire dans ce cas, comme dans beaucoup d'autres, que nous ne savons pas comment se produisent, et le mouvement

et les phénomènes de la vie, il peut paraître plus simple de supposer, comme M. **Ehrenberg** l'a fait pour les expansions des Amibes et des Arcelles, qu'il y a dans cette substance si diaphane et en apparence si homogène, des membranes, des muscles, des fibres et des nerfs imperceptibles; mais encore une fois, à part les réflexions que fait naître cet abus étrange de l'argument analogique, ne voit-on pas que c'est seulement reculer la difficulté que de supposer des organes invisibles là où l'on ne peut rien apercevoir ».

Il y a loin entre les discussions d'**Ehrenberg** avec **Dujardin** et l'état actuel de la cytologie; et pourtant le sens de ces dernières paroles n'a pas vieilli, et leur ironie pourrait être encore mordante aujourd'hui.

Après les recherches de **Max Schultze**, **de Bary**, **Kölliker** **Bergmann**, **Bischoff**, on étudia l'organisation de la cellule tant chez les végétaux et les animaux que chez les Protozoaires. **Heitzmann** en 1873, **Bütschli** en 1879, **Kunstler** en 1882 étudièrent minutieusement la structure de divers Protistes, non point l'architecture de ces êtres, c'est-à-dire les détails généraux de leur organisation, mais la constitution morphologique de leur substance fondamentale. **Heitzmann** décrivit une structure réticulée, **Bütschli** une structure mousseuse ou alvéolaire, **Kunstler** une structure sphérulaire. Chez les Métazoaires, **Klein** en 1878-79, **Hanstein** en 1880 décrivent la structure réticulée, **Flemming** en 1878 et 1882 décrit la structure filaire du protoplasma; **Altmann** en 1890 expose une théorie granulaire; enfin les vues théoriques de **Nägeli** conduisent cet auteur à la théorie micellaire. L'historique de tout les travaux sur la structure du protoplasma dépasserait de beaucoup le cadre de ce travail, d'autant plus que ces questions ont été traitées à fond dans les grands ouvrages sur la cellule (**Flemming**, **Hertwig**, **Henneguy**, **Prenant**, **Heidenhain**, etc).

Chez les Protozoaires, **Balbiani** (1881) reconnaît une structure réticulée dans le plasma des Oxytriches; **Schuberg** (1886) décrit une structure finement réticulée du cytoplasma, mais il distingue celle-ci d'une disposition trabéculaire de ce même plasma, disposition que l'on rencontre chez un certain nombre de Ciliés.

Fabre-Domergue (1887 et 1888) reprend cette étude chez une série d'Infusoires : *Prorodon*, *Cyrtostomum*, *Ophryoglena*, *Plagyopyla*, *Balantidium*, *Monodinium*, *Paramecium*, *Vorticella*, etc. Il décrit une structure réticulée, et distingue dans le plasma deux substances : le hyaloplasma (**Hanstein**) qui constitue la charpente trabéculaire, le réseau, l'élément figuré du protoplasma en un mot, qui par ses différenciations « donne naissance aux diverses couches qui constituent le corps de l'Infusoire »; et le paraplasma (**Kupffer** 1875), substance fluide qui emplit les mailles du réseau. Le réticulum hyaloplasmique est la partie véritablement vivante de l'Infusoire; il est contractile, essentiellement fluide et plastique, il peut se déformer, se séparer, puis se souder à lui-même; il présente les propriétés des albuminoïdes : « il est coagulable par la chaleur et par les acides; les alcalis, la potasse, l'ammoniaque le décomposent et le dissolvent rapidement ». Le paraplasma présente les mêmes propriétés chimiques que le hyaloplasma vis-à-vis des réactifs, mais avec plus de sensibilité. C'est lui qui transsude lorsqu'on presse légèrement sur un Infusoire, et ce serait lui par conséquent, d'après **Fabre-Domergue**, que **Dujardin** aurait pris pour le sarcode, alors qu'il ne serait qu'un élément de celui-ci. **Fabre-Domergue** le colore en brun par les solutions iodo-iodurées, et il en conclut à la présence du glycogène dissout. **Ranvier** (1885) avait crû au contraire que les boules sarcodiques étaient du glycogène pur, tandis que **Maggi** (1876) en étudiant les expansions sarcodiques des Infusoires et en constatant qu'elles ne se mélangent pas à l'eau, pensait qu'elles doivent cette propriété à une substance grasse, telle que la myéline, qui serait un des éléments constitutifs du protoplasma; mais il ne donnait aucune raison microchimique à l'appui de cette hypothèse qui avait déjà été esquissée par **De Giovanni** (1870). Nombre d'auteurs ont décrit depuis le travail de **Fabre-Domergue** la structure réticulée du cytoplasma des Protozoaires, sans apporter de faits nouveaux.

Bütschli a, dans une longue série de travaux, exposé sa théorie alvéolaire du protoplasma et l'a étendue à tous les Protozoaires. Ses élèves l'ont décrite chez de nombreuses espèces, aussi bien

à l'état frais, *in vivo*, qu'après fixation et coloration; cette structure très fine semblerait donc générale.

De plus, la théorie alvéolaire de **Bütschli** repose *en apparence* sur des bases expérimentales, puisque le savant professeur d'Heidelberg a fait un nombre considérable de recherches sur la structure microscopique des émulsions et des mousses, que **Quinke** (1879) a également étudiées. Elle permet d'expliquer par un mécanisme simple (formation de savons, abaissement de la tension superficielle, etc.), un grand nombre de mouvements des organismes inférieurs; **Rhumbler** (1896) a pu, avec elle, expliquer tous les phénomènes cytoplasmiques de la karyokinèse; enfin, la grande surface de ces petites vacuoles présente un certain intérêt quant à la physiologie cellulaire. Mais cette théorie a été récemment l'objet de discussions importantes entre **Bütschli** et **Fischer** (1901) tout particulièrement, et de critiques telles que celles de **France** (1904), de **Hertwig** et surtout de **Degen** (1905), sur lesquelles nous devons nous arrêter un instant. Cet auteur en faisant une étude détaillée des facteurs chimiques ou physiques qui peuvent modifier le fonctionnement de la vacuole contractile du *Glaucoma*, a vu que le plasma de cet Infusoire pouvait se creuser spontanément de vacuoles de petites dimensions qui produisaient une véritable structure alvéolaire identique aux structures décrites par **Bütschli** (fig. IX, p. 501). Il a cherché dans quelles conditions ces vacuoles pouvaient se former, et il est arrivé aux conclusions suivantes :

1° Les alvéoles ne représentent pas la structure primordiale du protoplasma, mais une réaction de celui-ci aux influences nuisibles; ce sont ainsi des formations pathologiques;

2° Pour éviter la structure mousseuse, il faut avoir grand soin de se placer dans des conditions aussi rapprochées que possible des conditions naturelles;

3° Les alvéoles peuvent se former facilement :

a) par action mécanique (pression p. ex.);

b) par hypotonie du milieu extérieur;

c) par l'action de divers agents physiques.

4° La grosseur des alvéoles est variable suivant les individus et les conditions de leur formation; leur diamètre oscille entre 0,5 et 5μ.

Degen a cherché quels sont les agents chimiques qui peuvent provoquer la formation des vacuoles et il a trouvé que ce sont les bases très diluées : soude à 0,02 p. 100, potasse à 0,01 p. 100, ammoniaque à 2 p. 100, chaux à 0,02 p. 100 et baryte à 0,05 p. 100 ainsi que les sels basiques tels que les carbonates de potasse et de chaux. Les acides au contraire ne produisent par la vacuolisation, non plus que le tannin. L'eau chaude peut également déterminer la structure spumeuse du plasma.

Enfin, si l'on habitue l'Infusoire à vivre dans un milieu salé, on peut déterminer une vacuolisation immédiate en diluant brusquement le milieu, c'est-à-dire en plaçant tout à coup l'organisme dans une solution hypotonique.

Degen s'appuie sur tous ces faits pour critiquer la théorie de Bütschli ainsi que la structure réticulée décrite par Fabre-Domergue.

Une orientation nouvelle et d'ailleurs plus scientifique apparaît nettement aujourd'hui dans les recherches sur la structure du protoplasma, lesquelles semblent se dégager des préoccupations purement morphoscopiques.

En effet, Fischer (1899) montre combien il faut être prudent dans l'interprétation des structures *post-mortem*, car les différents réactifs histologiques produisent des structures, comme Schwartz l'avait déjà montré (1881), lorsqu'ils précipitent une substance albuminoïde quelconque, et ces structures sont aussi variables que les réactifs employés et les conditions dans lesquelles ils ont été employés. Henneguy (1896) pense que l'on « peut constater sur le vivant les structures les plus diverses : des vacuoles, des fibres, des réticulums, une substance homogène avec des granulations libres. La théorie réticulaire paraît donc être une théorie un peu trop exclusive, qui s'accorde mal avec un grand nombre de faits et qui repose d'ailleurs en majeure partie sur des observations faites avec des réactifs fixateurs. Ceux-ci, comme nous le savons, déterminent l'apparition de réseaux dans des cellules qui n'en possèdent pas. La théorie fibrillaire qui, elle, repose sur des observations faites à l'état vivant, a été trop généralisée. Bien souvent aussi on ne peut observer cette structure qu'après l'action des réactifs et nous

savons ce qu'il faut penser de la portée des observations faites dans ces conditions.

La théorie granulaire, qui admet l'existence dans une substance fondamentale de granulations constituant la partie vivante élémentaire de la cellule, se base évidemment sur des faits bien observés; mais il est très probable aussi que, souvent, ces granulations résultent d'une précipitation de certaines substances protéiques du protoplasma ». **Henneguy** se rallie à l'opinion de **Kölliker** (1889) qui admet une structure protoplasmique primitivement homogène mais susceptible de se différencier et de se compliquer par la formation de granules, vacuoles, fibrilles, réseaux, etc.

De nombreux auteurs semblent revenir aujourd'hui à l'idée d'un protoplasma homogène tel que l'avait vu **Dujardin**, tel que **Maupas** (1883) l'a également décrit, et l'on cherche à expliquer ses propriétés par celles des colloïdes.

Kölsch (1902) dans ses recherches sur les formations protoplasmiques dues à la diffluence des Infusoires, à repris les expériences de **Maggi** (1876). Chez *Paramœcium caudatum* et *Bursaria truncatella* cet auteur n'a pas obtenu les formations myéliniques typiques[1]. La pellicule colloïdale qui sépare le plasma du milieu ambiant peut être altérée, détruite lorsque l'Infusoire se trouve dans des conditions anormales et tout particulièrement sous l'influence d'une compression. La couche alvéolaire se détruit, la plasma interne fait saillie et la substance interalvéolaire forme bientôt une boule sarcodique qui ne se mélange pas à l'eau. Ces boules prennent rapidement un aspect alvéolaire par une disposition spéciale de leurs molécules qui s'organisent suivant un certain réseau. Elles présentent pendant leur formation des courants et des contre-courants que **Kölsch** a bien observés, et qui peuvent être intéressants quant à l'explication du mouvement amiboïde par la structure alvéolaire. Chez les Hypotriches (*Onychodromus*

1. Le terme « figure myélinique » au sens strict, désigne certaines combinaisons physiques de corps gras qui jouissent de propriétés optiques telles que l'on peut les comparer aux cristaux liquides; **Kölsch** étend donc beaucoup la signification de ce vocable, en l'appliquant aux « boules sarcodiques ».

grandis, *Pleurotricha* (sp?), *Oxytricha fallax* et *Urotyla Steinii*) la pellicule et le plasma sont extrêmement facilement altérables dans l'eau et l'on voit se former, lorsque le protoplasma diffluc, un grand nombre de figures myéliniques plus ou moins rondes ou filamenteuses, dont la périphérie est sombre tandis que le contenu est clair et homogène. La dissolution de la pellicule et la formation des figures myéliniques dépend de conditions anormales dans lesquelles l'Infusoire se trouve placé. **Kölsch** observe chez *Opalina* et *Balantidium* des faits de même ordre. Il rappelle les travaux de **Neubauer** qui a reproduit des figures myéliniques avec l'acide oléique et l'ammoniaque ou par l'addition de cholesterine à une solution de savon. **Liebreicht** (1863) avait déjà obtenu ces figures particulières en boyaux, en boulettes, etc., non seulement avec l'acide oléique et l'ammoniaque, mais aussi avec les graisses phosphorées et surtout en mettant dans l'eau une solution alcoolique de protagon pur (?) auquel il ajoutait un acide gras et une base (neurine, potasse, soude, ammoniaque, etc.); et **White** (1908) vient d'obtenir des formes myéliniques par combinaison de la cholestérine avec les sels de potassium des acides caprylique, nonylique, laurique, oléique, palmitique, etc., avec la cholestérine et l'acide phosphorique, la glycérine, etc.

Kölsch s'appuie également sur les recherches de **von Reinke et Rodewald** (1881) sur le protoplama de l'*Ethalium septicum*; ces auteurs ont montré que la charpente protoplasmique de cet organisme est formée de combinaisons d'albuminoïdes solubles et insolubles et de quelques molécules d'un acide gras non suturé tel que stéarique ou oléique. **Kölsch** pense que les formations myéliniques pourraient être des combinaisons d'acides gras et d'amines. Mais ces formations n'existeraient ni dans le sarcode exsudé comme le pensait **Maggi**, ni même dans le protoplasma. Ce sont des produits de transformation, de dégénérescence du cytoplasma, sous certaines influences nocives. C'est ce que **Kölsch** nomme la « dégénérescence myélinique » du *Prorodon* et des Hypotriches; et « paramyélinique » de l'*Opalina* et du *Balantidium*[1].

1. Il est impossible de séparer ces résultats de ceux obtenus par différents auteurs qui ont étudié la dégénérescence graisseuse de diverses cellules et la

Pour **Albrecht** (1906) le protoplasma est liquide et constitué par des colloïdes et des cristalloïdes qui, suivant leur concentration réciproque, peuvent déterminer des structures diverses : émulsions de gouttelettes, structures mousseuses et même réticulum passager. Mais les lipoïdes jouent un rôle considérable dans la morphologie cellulaire. **Albrecht**, en 1902, a déjà montré qu'il existe des substances graisseuses dans tout protoplasma, et qu'elles forment des granules qu'il nomme *liposomes*. Ceux-ci après un certain traitement par la potasse forment des figures myéliniques caractéristiques. Il a montré également (1906) que la couche superficielle des globules sanguins est une substance lipoïde et plus particulièrement une lécithine fondant vers 50° c. Adoptant les théories d'**Overton** (1900), il pense que ces lipoïdes permettent d'expliquer la formation des parois intracellulaires et celle de gouttelettes contenant peut-être des ferments (**Hoffmeister**) et que leur importance est considérable quant à la physiologie cellulaire.

Des idées assez semblables ont été soutenues la même année par **C. Schneider** (1906), qui a établi toute une théorie générale du cytoplasma, de ses structures et de ses activités. Ses observations ont porté sur de nombreux Protozoaires et sur des cellules diverses. Pour **Schneider**, le hyaloplasma est constitué par deux substances : une albuminoïde et une autre lipoïde. Mais ce hyaloplasma est un colloïde. Il renferme de nombreux granules qui diffractent la lumière et produisent le bleu Tyndall. Ces granules sont probablement équivalents aux micelles de **Nägeli**; **Schneider** les nomme *tagmes*. Comme les micelles, les tagmes peuvent *adsorber* diverses substances dissoutes dans le liquide intertagmatique, les lipoïdes en particulier; c'est pré-

formation de figures myéliniques. On trouvera cette bibliographie, qui n'intéresse pas directement la structure du protoplasma, dans le mémoire de **Launoy** (**L.**) (1908). Cet auteur a montré que, dans l'autolyse aseptique du foie, on observe la formation de corps réduisant l'acide osmique et qui auraient une origine nucléaire et cytoplasmique. **Launoy** discute le rôle du cytoplasma; il n'admet pas l'existence de la substance *myélinogène* hypothétique, supposée par **Albrecht**, et pense que « le corps myélinique n'est pas le résultat de la désintégration d'une substance myélinogène, car il apparaît comme la preuve matérielle des combinaisons instables qui s'établissent entre certains principes constitutifs de la cellule et les produits de transformation autolytique du protoplasma ou des enclaves lipoïdes qu'il renferme.

cisément grâce à la substance lipoïde dont ils sont revêtus, que les tagmes sont insolubles dans l'eau. Ces éléments sont de taille variable, ordinairement voisine ou inférieure à la limite de visibilité. Souvent aussi ils sont bien visibles, comme des grains colorables par l'hématoxyline ferrique. Ils forment alors un grand nombre de structures. Je ne m'étendrai pas sur les théories grâce auxquelles **Schneider** arrive à expliquer par exemple les mouvements protoplasmiques, et qui sont essentiellement discutables. **Greeley** (1904) avait déjà montré que le protoplasma de la Paramœcie est une solution colloïdale dont les particules portent une charge électrique de signe déterminée, mais dépendant de la réaction du milieu. **Greeley**, frappé de ce fait que les non-électrolytes n'agissent sur le protoplasma que par les modifications qu'ils apportent dans l'équilibre osmotique du plasma et du milieu, tandis que l'action des électrolytes est plus profonde, pense que le rôle de ces derniers est dû à leur charge électrique. De nombreuses expériences lui ont permis de considérer le cytoplasma comme une solution colloïdale dont les grains possèdent, en milieu légèrement alcalin, une charge négative; ils se repoussent mutuellement et restent en suspension; mais l'action des électrolytes change aussitôt l'état physique du plasma : les cathions neutralisent la charge négative des particules, et celles-ci sont précipitées; les anions au contraire augmentent la fluidité du plasma. En milieu légèrement acide la réaction du plasma de la Paramœcie peut être inversée. La nature colloïdale du protoplasma en général et l'action des électrolytes sur celui-ci a été développée par **Mann** (1906), qui a exposé l'importance de ces recherches et de ces conceptions nouvelles, au point de vue de la morphologie cellulaire et des différenciations intracellulairres. Il faudrait encore citer ici un grand nombre de travaux récents : **Wetzel** (1903), **Loeb** (1908), etc., qui nous éloignent de la structure proprement dite du protoplasma en général. Celle-ci a été étudiée à l'ultramicroscope par **Gaidukow** (1907); cet auteur examinant des cellules végétales a vu des granules brillants animés de mouvements browniens qui s'arrêtent avec la mort. L'auteur en conclut que le cytoplasma est un « sol ». Mais

les protoplasmas végétaux sont de très mauvais exemples si l'on veut avoir une idée de la constitution du protoplasma en général. On sait en effet qu'il faut distinguer deux choses dans la cellule végétale : le cytoplasma proprement dit, qui ne se mélange pas à l'eau et forme une sorte de réseau à grandes mailles dans lesquelles se trouve le suc cellulaire, très aqueux, très fluide, et renfermant un grand nombre d'inclusions variables. On sait que d'après **De Vries** et **Went** ce suc cellulaire est en réalité le contenu des hydroleucites plus ou moins dilatés; les granules en suspension dans ce liquide peuvent bien être dans certains cas ultramicroscopiques, mais ils sont le plus souvent bien au-dessus de la limite de visibilité avec les moyens ordinaires d'investigation, et l'on sait depuis très longtemps qu'ils peuvent être animés de mouvements browniens. Mais ces grains ne font pas partie du cytoplasma et c'est tout à fait à tort que **Gaidukow** cherche à les comparer aux micelles de **Nägeli**. **Mayer** et **Schæffer** (1908) pensent que le plasma très aqueux observé par cet auteur n'est pas un sol, mais un gel homogène très fluide renfermant quelques inclusions dont les mouvements browniens sont arrêtés par la coagulation de ce gel sous l'influence d'agents nocifs divers. Ces deux derniers auteurs montrent que les « gels » présentent un ensemble de propriétés qui en font une classe spéciale de colloïdes :

« α) Ils ont une forte viscosité, telle que lorsque des particules (corps étrangers ou granulations du colloïde encore à l'état submicroscopique) sont en suspension dans un gel, leurs mouvements browniens sont toujours très ralentis ou nuls. β) Les gels et les hydrogels se transportent en masse dans un champ électrique en entraînant le liquide intermicellaire. γ) Ils filtrent avec la plus grande difficulté; on sépare difficilement du colloïde le liquide intergranulaire. δ) Quand on les précipite, ils forment des amas granuleux emprisonnant beaucoup de liquide. ε) Ils présentent tous les caractères des colloïdes stables. Tous ces faits montrent que dans les gels, les granules colloïdaux, s'ils existent, ont avec leur solvant une forte liaison; qu'on peut les considérer comme imbibés du solvant, de telle sorte qu'ils forment avec lui une masse homogène. » Or le protoplasma des

éléments histologiques ou des Protozoaires, lorsqu'on l'examine à l'état vivant « apparaît uniquement comme un gel » et présente toutes les propriétés de ceux-ci : « 1° Comme tous les gels alcalins ou négatifs, il se trouble quand on fait pénétrer des acides; c'est-à-dire qu'il y apparaît des grains ultra-microscopiques. Au contraire il s'homogénise par alcalinisation;

2° Les acides, les sels des métaux lourds et, d'une façon générale, toutes les substances employées comme fixateurs histologiques (il n'y a pas de fixateurs alcalins) agissent sur le protoplasma comme sur n'importe quel gel négatif, en y faisant apparaître des grains qui se précipitent. Les déshydratants (chaleur, alcool) agissent de même.

Il y a lieu de penser que les structures fondamentales décrites dans le protoplasma (grains, réseaux, etc.) ne préexistent nullement à l'état vivant. » Il est intéressant de comparer ces paroles à celles de **Dujardin** citées plus haut.

Si la théorie colloïdale du protoplasma permet de critiquer un grand nombre de structures décrites, elle ne nie pas toute structure, au contraire; **Lœb, Mann** (1906) ont justement montré qu'elle pouvait en expliquer un grand nombre; elle est particulièrement d'accord avec les structures granulaires.

En 1905, 1906 et 1907, j'ai soutenu que le plasma des Infusoires ciliés est une substance colloïdale, fluide, homogène, dans laquelle se trouvent en suspension plusieurs sortes d'éléments qui sont, en dehors de l'appareil nucléaire, des granulations diverses, des gouttelettes graisseuses, des cristalloïdes, des corps de réserve d'une part, et d'autre part des éléments constants qui semblent appartenir à l'architecture cellulaire, les sphérules protéiques de **Kunstler** que j'ai d'abord nommées « sphéroplastes » chez les Infusoires, et que j'ai pu homologuer (1907) aux Mitochondria de **Benda** et de **Meves**. Ces éléments, visibles *in vivo*, ont une existence réelle tandis les formations réticulées sont dues le plus souvent à l'action du réactif fixateur qui précipite le colloïde protoplasmique. J'ai montré pourtant que la substance fondamentale du protoplasma pouvaient chez un grand nombre de microorganismes présenter un aspect vacuolaire; mais cet aspect traduit l'existence d'inclusions liquides de dimensions

variables au sein du cytoplasma, et n'a pas de rapport avec la structure proprement dite de celui-ci. Chez certains Infusoires, il existe également une structure filaire, qui est due à une disposition spéciale du cytoplasma, mais qui ne représente pas la structure de celui-ci.

En 1908, j'ai pu vérifier ces observations en employant l'ultramicroscope, et j'ai montré que « le cytoplasma des Infusoires ciliés peut être considéré comme une substance colloïde homogène; elle apparaît uniformément et très légèrement illuminée à l'ultramicroscope; cette substance fondamentale qui correspond au sarcode de **Dujardin** est donc constituée par des granules de très petites dimensions ». Elle renferme des inclusions dentoplasmiques sous forme de grains réfringents fortement illuminés, et les sphéroplastes ou mitochondries qui apparaissent comme de petites taches claires mesurant environ 1 μ et assez difficiles à distinguer. J'ai vu que dans certaines conditions d'asphyxie par exemple, les mitochondries peuvent se gonfler rapidement jusqu'à entrer en contact les unes avec les autres; leur périphérie restant seule lumineuse, on assiste ainsi à la formation *in vitro* d'une structure alvéolaire identique à celles décrites par **Bütschli** et ses élèves. J'ai pu observer la coagulation du plasma par les réactifs

II. — Granules, sphérules, mitochondries chez les Protozoaires.

Je ne m'arrêterai pas ici sur les innombrables conceptions théoriques relatives aux particules protoplasmiques : biophores, gemmules, bioblastes, biogènes, biomores, etc.; je citerai seulement parmi les recherches scientifiques, les travaux d'**Altmann** (1886-1890-1894) sur les granules ou bioblastes, d'**Arnold** (1898-1907), de **Schlater** (1904), etc., sur lesquels nous devront revenir plus tard et, pour cet instant, je m'occuperai uniquement des *faits* observés chez les Protozoaires.

Kunstler, en 1882, attira l'attention sur une structure protoplasmique particulière qu'il étudiait chez les Flagellés : la structure sphérulaire. Depuis cette époque, lui et ses élèves, **Pey-**

toureau (1891), Gineste (1905), ont développé ces vues et les ont étendues au protoplasma en général.

Pour Kunstler, le protoplasma est constitué par une substance fluide, homogène, renfermant un grand nombre de sphérules protéiques « à individualité plus ou moins bien conservée ». Tel se présente le protoplasma de quelques Rhizopodes (1884) et de nombreux Flagellés. Mais ces sphérules peuvent se gonfler, devenir vacuolaires, et donner ainsi l'illusion d'une structure mousseuse ou alvéolaire. Il n'en est pas moins vrai que la sphérule reste pour Kunstler « un élément anatomique analogue à la cellule, mais d'un ordre inférieur, qui aurait sur cette dernière l'avantage de représenter une véritable unité morphologique. La sphérule jouit d'une propriété évolutive propre, elle est capable d'assimiler, de s'accroître, de se diviser, au même titre que toutes les unités vivantes connues. Par leur réunion, ces sphérules constituent le plasma dit alvéolaire qui peut être ou non divisé en cellules.

« Malgré leur caractère élémentaire fondamental, ces organites présentent déjà une foule de différenciations aussi variées que leurs fonctions elles-mêmes, et ils diffèrent les uns des autres tant par leur structure, leur aspect, leur complexité configurative que par la constitution de leurs molécules.

« Au point de vue ontogénique, les sphérules dériveraient les unes des autres par simple scission transversale, voir même par bourgeonnement de sphérules mères.

« Au point de vue phylogénique, si l'on admet que les êtres qui ne présentent pas la division en cellule sont unicellulaires, on peut concevoir que ces êtres sont tout ou moins plurisphérulaires (Bactériacées), et qu'à la base des groupes il a dû exister des individus plus simples, composés d'une seule sphérule (et que représenteraient, peut-être certains microcoques actuels).

« La sphérule constituerait ainsi le premier degré de structure du protoplasma appréciable à nos investigations, en même temps qu'elle serait l'élément morphologique primordial. Plus élémentairement, il n'existerait que la molécule organique, et la sphérule serait en dernière analyse un complexe de molécules. » (Gineste 1905).

La théorie sphérulaire ainsi comprise est évidemment discutable; elle se rapproche intimement des hypothèses de **Béchamp** (1875 et 1883), et des idées de **Martin** (1882), **Münden** (1896 et 1897), **Altmann** (1894), sur les particules élémentaires. Elle repose pourtant sur des faits très exacts, mais **Kunstler** et ses élèves ont eu le tort de ne pas adapter à leurs recherches les techniques de la cytologie actuelle, et de ne pas varier suffisamment leurs observations pour pouvoir répondre aux critiques. **Kunstler** a observé les sphérules dans l'endoplasma et dans l'ectoplasma des Flagellés, chez les Rhizopodes et chez les Infusoires ciliés; il a étudié avec **Gineste** (1905 et 1096) les sphérules de l'*Opalina dimidiata* et leur a reconnu une structure compliquée, avec un corps central et diverses granulations fixées sur un réseau interne. Cette structure représenterait un maximum de complication, et indiquerait une activité élaboratrice de ces éléments, qu'ils nomment d'ailleurs sphérules trophoplasmiques, et qui sont certainement de même nature que les *vacuolides* de **R. Dubois** (1896 et 1905).

Dans une série de notes publiées en 1904, 1905 et 1906, j'ai décrit des sphérules faiblement réfringentes, de taille uniforme, se multipliant par bipartition, et que l'on observe facilement chez les Infusoires ciliés et différents Protozoaires (*Cochliopodium* p. ex.). Je les ai identifiées aux sphérules de **Kunstler**, mais je les ai nommées provisoirement *sphéroplastes*, pour les distinguer des aspects vacuolaires que **Kunstler** a souvent interprétés, à tort selon moi, comme correspondant à sa structure sphérulaire. En 1907, j'ai identifié ces éléments aux *mitochondries* de **Benda** et de **Meves** et je les ai mis en évidence par des techniques appropriées. En 1908, j'ai donné quelques indications sur leurs réactions chimiques qui permettaient de conclure à la présence de corps gras. C'est alors que j'ai entrepris des études microchimiques avec **A. Mayer et G. Schæffer** (1909) qui me serviront précisément de guide dans ce présent travail, et que nous développons dans notre mémoire de 1910; mais ces questions se rattachent à celle des mitochondries en général. Chez les Protozoaires, les mitochondries, sphéroplastes ou sphérules de **Kunstler** ont été décrits par de très nombreux auteurs qui

n'y ont pas attaché d'importance, ou qui n'ont pas rattaché leurs observations à celles qui étaient déjà faites, et n'ont pas su homologuer les éléments divers qu'ils ont décrits.

Le premier auteur qui ait observé et décrit les sphéroplastes des Infusoires est Czermak (1853) qui figure, dans le pédicule de la Vorticelle, un cordon granuleux, le cordon plasmatique de Entz, enroulé autour de la fibre contractile. Or les granules de ce cordon sont précisément des mitochondries. Leydig (1864) les a observés chez quelques Infusoires. Greef (1870) a vu qu'en comprimant une Vorticellide (*Epistylis flavicans*), entre le porte-objet et le couvre-objet, on voit apparaître, au moment où la mort de l'Infusoire approche, une quantité de petites vacuoles très nettes, situées sous le tégument, et prenant par leur contact un contour polygonal. Gesa Entz (1892) cite cette observation de Greef et pense qu'il s'agit en réalité des éléments qu'il a décrits sous le nom de *cytophanes*. Entz admet que le protoplasma des Vorticellides est constitué par une substance à structure mousseuse, qui renferme des vacuoles et des corpuscules. Dans l'ectoplasma, au-dessous de la couche des myonèmes, se trouve une couche de cytophanes. Un grand nombre sont disséminés dans l'endoplasma. Ceux-ci sont bien visibles pendant l'enkystement ou la division de l'Infusoire. Les cytophanes de Entz sont de très petits éléments sphériques, constitués par une substance fondamentale hyaline (Fig. I, n° 4) dans laquelle se trouve enroulé un filament spiral épais de 0,5 à 0,8 μ. Ce filament peut être coloré par le carmin tandis que la substance hyaline reste incolore. Les cytophanes, auxquels Entz fait jouer un rôle physiologique des plus invraisemblable, car il les considère comme des éléments nerveux, se rencontrent encore dans le cordon plasmatique du pédicule de la Vorticelle.

La même année, Bütschli (1892) décrit incidemment, en étudiant la structure du protoplasma chez différents Protozoaires, des corpuscules qu'il a bien observés chez *Paramœcium caudatum*, *P. putrinum*, *Cyclidium* et *Zoothamnium*. Ce sont de petits corps ronds, ovales ou allongés qui sont isolés et disséminés dans le plasma à structure alvéolaire (Fig. I, n° 1 et 2); ils paraissent un peu réfringents, avec un contour sombre et le

centre clair; ils se colorent fortement par l'éosine et le violet de gentiane, et prennent une teinte rouge avec l'hématoxilyne de Delafield. On les trouve également dans le pédicule du *Zoothamnium*. **Bütschli** les compare aux granules d'**Altmann**, mais son élève **Säfftigen**, qui les a étudiés dans son laboratoire en 1890 chez *Epistylis galea*, les considère plutôt comme des bactéries symbiotiques analogues aux corps bactérioïdes du corps adipeux des Blattes. On sait que le récent travail de **Mercier** (1907) a précisement démontré la nature bactérienne de ces derniers éléments[1].

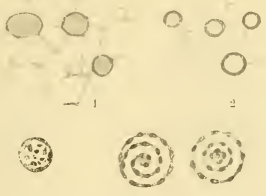


Fig. I. — Mitochondries de quelques Infusoires ciliés d'après quelques auteurs. — 1-2, corpuscules décrits par **Bütschli** et **Säfftigen** chez *Paramœcium* et *Epistylis*; 3, corpuscule de Zeller de l'Opaline de **Bezzenberger**; 4, cytophanes d'un *Epistylis* d'après **G. Entz**.

Henneguy (1890) décrit chez un Infusoire cilié, *Fabrea salina*, une substance réticulée finement granuleuse renfermant des granulations pigmentaires, et, dans les mailles formées par cette substance, « des éléments sphérulaires homogènes, plus clairs et plus réfringents que le réticulum ». Il ajoute (1896) « qu'en écrasant un individu de façon à désorganiser son plasma on peut faire sourdre du réseau ces petites vacuoles claires, visibles pendant la vie, parfaitement isolables et constituant par conséquent de véritables petites sphérules protoplasmiques ». J'ai trouvé dans les notes de **Balbiani** que mon maître, M. le professeur **Henneguy**, a bien voulu me communiquer, quelques documents inédits réunis en 1888-89 en vue d'une étude sur « la structure intime du plasma des Infusoires ».

Chez *Opalina ranarum*, **Balbiani** figure (Fig. II, n° 1) de petits

1. **Bott** (K.) a signalé des bactéries symbiotiques chez *Pelomya palustris*.

bâtonnets formant une couche dense au-dessous de la cuticule, ou disséminés dans le cytoplasma; l'acide osmique les colore très légèrement tout en les rendant plus apparents, et le picro-carmin ne les colore pas du tout. Chez le *Loxodes rostrum* (Fig. II, n° 2) **Balbiani** voit après fixation par l'acide osmique des bâtonnets moniliformes très nettement visibles. Il s'agit vraisemblablement des sphérules de **Kunstler** qui ont été récemment étudiées chez l'Opaline, par plusieurs auteurs.

Tönniges (1898) les décrit comme des corpuscules de 2 à 4 μ, insolubles dans l'alcool et l'éther mais brunissant par l'acide osmique et absorbant fortement les couleurs d'aniline. Ces corpuscules montrent souvent des figures de division comme celles en biscuit figurées par **Balbiani.**

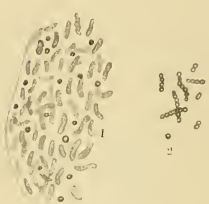


Fig. II. — 1, sphérules de l'*Opalina ranarum*; 2, sphérules et filaments moniliformes du *Loxodes rostrum*. Dessins inédits de **M. Balbiani.**

Bezzenberger (1904) retrouve ces éléments chez les Opalines; il décrit une structure granuleuse des sphérules, qu'il nomme corpuscules de **Zeller.** Cette structure (Fig. I, n° 3) est à rapprocher de celle figurée par **Kunstler et Gineste** (1906). Toujours chez le même Infusoire, ces éléments ont été vus encore par **Léger et Duboscq** (1904) qui les considèrent comme étant de nature lécithique, et par **Meltcalf** (1909) qui vient de les étudier avec grand soin. Cet auteur distingue les sphérules de l'ectoplasma et celles de l'endoplasma. Les premières sont contenues dans la couche alvéolaire; elles sont jaunâtres à l'état frais et se colorent en jaune par le picro-carmin. On peut les colorer *in vivo* par le rouge neutre, le bleu de methylène et le bleu de toluidine; elles ne se colorent pas par le rouge Congo, le violet de méthyle, le violet dahlia, le brun Bismarck, le violet de gentiane, la thionine et l'éosine. Après fixation, elles se colorent au contraire par tous ces corps. L'iode en solution iodo-iodurée ne les colore pas, mais la réaction de **Fischer** à la safranine et

au tannin (1905) les colorent. **Meltcalf** en conclut à la présence d'une substance voisine du glycogène; il écarte d'autre part l'hypothèse de la lécithine (**Léger et Duboscq**) parce que ces corpuscules sont insolubles dans l'alcool et l'éther, et penche vers l'hypothèse de **Neresheimer** (1906 et 1907) sur la nature chromidiale de ces éléments.

Les sphérules endoplasmiques se divisent souvent (**Kunstler** et **Gineste** 1905); elles se colorent *in vivo* par le rouge neutre, les violet de méthyle, de gentiane et dahlia; elles ne se colorent pas par l'acide osmique et sont insolubles dans l'alcool, l'éther, le xylol, l'alcool chaud et l'alcool-éther; il s'ensuit que ce ne sont suivant **Meltcalf** ni de l'huile, ni de la graisse, ni du glycogène, mais, probablement, du paraglycogène.

Les sphérules de l'Opaline sont des éléments d'ailleurs assez particuliers et qui diffèrent un peu, par leur taille et leur colorabilité, des sphéroplastes des autres Infusoires.

Gesa Entz (1903) décrit au-dessous de la pellicule de l'*Acineta tripharetrata* des sphérules plasmatiques de même nature que ses cytophanes, et qu'il compare aux granules d'**Altmann**. **Entz** schématise la disposition de ces éléments comme **Kunstler** l'avait déjà fait, et montre comme ce dernier de quelle manière ont peut passer, selon la disposition de ces sphérules, aux structures réticulées ou alvéolaires. **Prowazek** (1903) a revu chez *Vorticella microstoma* les cytophanes de **Entz**, mais il n'a pu leur voir aucune structure; ces granules se colorent en gris par l'hématoxyline au fer, et présentent toutes les formes : ronde, allongée, en biscuit, qui indiquent des phénomènes de division. Chez un Flagellé, *Polytoma uvella*, il observe une « couche alvéolaire », constituée par des éléments chromatiques qui se présentent soit sous l'aspect de sphérules ou de gouttelettes, soit sous l'aspect de bâtonnets flexueux qui peuvent même s'anastomoser; **Prowazek** décrit une structure analogue de l'ectoplasma chez le *Glaucoma piriformis*.

Schröder (1906) signale chez *Campanella umbellaria*, *Epistylis plicatilis* et *Vorticella monilata* des granules légèrement colorés (comme ceux de **Prowazek**) par l'hématoxyline, et régulièrement distribués dans tout le protoplasma. **Issel** (1906)

trouve ces corpuscules chez *Trichodinopsis paradoxa* et colore en gris par l'hématoxyline ceux qui forment la couche superficielle de l'Infusoire; mais il les prend pour les corpuscules basaux des prétendus cils de cet organisme (voir **Fauré-Fremiet**, 1909). **Kofoïd** (1903) a figuré ces sphérules dans l'endoplasma du *Protophrya ovicola* ainsi que diverses granulations; **Maier** (1903), chez *Carchesium polypinum*, *Glaucoma scintillans* et surtout *Stylonichia histrio* chez qui les *granula*, auxquels ces auteurs n'accordent pas d'importance, se colorent particulièrement bien par l'hématoxyline. **Enriquez** (1908) décrit ces mêmes formations à la périphérie du *Chilodon*. **Brodsky** (1908) montre chez *Frontonia teucas* une couche de granules sphériques, de mêmes dimensions (environ un μ de diamètre) qui se trouve au-dessous de la pellicule, dans l'ectoplasma. « Ces granules, dit-il, ne sont nullement des inclusions accidentelles; ils forment une sorte d'enveloppe au *Frontonia*, comme il ressort avec une grande netteté sur les coupes qui sont faites parallèlement à la surface du corps et qui passent juste au niveau des granules. » **Brodsky** compare ces granules à ceux décrits par **Clara Hamburger** (1903) chez *Trachelius ovum*; le cytoplasma de cet Infusoire renferme trois sortes de granulations : 1° des grains très petits sur les points nodaux du réseau; 2° des grains un peu plus gros, irréguliers, se colorant par l'hématoxyline au fer; 3° des corpuscules de 2 à 4μ, colorés par l'hématoxyline ferrique en gris jaunâtre, par l'acide osmique en brun, et absorbant fortement l'éosine et le violet dahlia, insolubles dans l'alcool et l'éther, colorés en brun par la solution iodo-iodurée, et se présentant sous forme de grains ronds ou ovales, ou de bâtonnets et de biscuit. **Hamburger** les compare aux corpuscules dont il a été question plus haut, et que **Bütschli** et **Säfftigen** considèrent comme des bactéries symbiotiques.

G. Entz jun. (1909) observe chez les Tintinnidiens des amas de granulations sphérulaires, régulières, fortement colorables par l'hématoxyline, l'éosine, etc., et qu'il interprète comme une substance chromidiale au sens de **Hertwig**. Je crois, comme je le dirai plus loin, qu'il s'agit encore ici de ces sphérules plasmatiques que tous les auteurs précédents ont décrits soit comme

des cytophanes, soit comme des granula divers et que j'ai identifiés aux mitochondries; mais ceci pose une importante question : quels sont les rapports des mitochondries avec l'appareil chromidial?

Je ne m'étendrai pas sur la question des chromidies qui est en grande partie extérieure à notre sujet. Je compte d'ailleurs revenir en détail sur cette question et en donner la bibliographie complète dans un autre mémoire sur l'appareil nucléaire en général.

Hertwig a désigné sous le nom de *chromidies* des granules chromatiques disséminés dans le cytoplasma de l'*Actinosphærium*, et qu'il considère comme une chromatine extranucléaire, jouant un rôle trophique. **Goldschmidt** (1904) fit une importante distinction entre les chromidies végétatives ou trophochromatine, et les chromidies génératives ou idiochromatine. **Hertwig** (1899) et **Schaudinn** (1903) avaient en effet montré que, chez des Amœbiens nus ou testacés, il existait une masse chromidiale aux dépends de laquelle pouvait se former de nouveaux noyaux. **Siedlecki** (1905), et **Goldschmidt et Popoff** (1907) établirent d'après ces faits une théorie générale de la dualité de la substance nucléaire. Celle-ci est connue depuis bien longtemps chez les Infusoires ciliés qui possèdent un micronucléus et un macronucléus, et la découverte de la substance chromidiale permettait de l'étendre à un très grand nombre de Protozoaires.

Goldschmidt (1904) montre qu'il existe des formations analogues dans toutes les cellules à fonctionnement actif et les compare aux mitochondries et à l'ergastoplasma; avec **Popoff** (1907) il étend cette conception à tous les Protozoaires et homologue résolument tout ce qui, chez eux, est trophochromatine, avec les mitochondries des cellules sexuelles, l'ergastoplasma des cellules glandulaires, etc. Cette généralisation hâtive semble avoir produit de grosses confusions. Je n'en veux qu'un exemple; **Goldschmidt** et **Popoff** n'ont pas vu les mitochondries des Infusoires ciliés, c'est-à-dire les cytophanes de **Entz** et les sphérules de **Kunstler**. Si donc ils homologuent le macronucléus de l'Infusoire à l'appareil mitochondrial d'une cellule quelconque, cet Infusoire se trouvera détenteur de deux sortes de mitochon-

dries, de deux corps mitochondriaux. On pourra dire que rien ne s'y oppose, et que le macronucléus présente des rapports morphologiques considérables avec le corps vitellin de **Balbiani** par exemple, comme **Henneguy** l'avait remarqué, et comme je l'ai supposé moi-même; mais nous reviendrons sur la nature de ces rapports, et il semble bien évident que, si mithochondries il y a chez les Infusoires, ce sont les sphéroplastes qui les représentent et non le macronucléus.

Il semble au contraire, que l'on ait confondu en d'autres cas tout ou partie de la prétendue chromatine générative avec de simples mitochondries. C'est ainsi que chez les Thécamœbiens, et malgré les recherches de **Hertwig** (1889) chez l'*Arcella*, de **Zuelzer** (1904) chez *Difflugia*, de **Schaudinn**, etc., il me semble que le développement et la formation de noyaux aux dépends du chromidium n'est pas encore clairement établie. **Martini** (1905) a émis quelques critiques à ce sujet. Il a montré la formation de boulettes chromidiales qui ressemblent à des noyaux mais qui n'en sont pas; il se demande pour quelle raison **Hertwig** interprète dans telle figure, tel noyau comme étant primaire, et tel autre comme étant secondaire. Je sais d'autre part que l'étude des Thécamœbiens est difficile; j'ai observé ce prétendu chromidium, et je l'ai vu formé de grains très particuliers sur lesquels je reviendrai et que j'ai brièvement décrits en 1905 et 1906. Je rappellerai enfin que les erreurs d'interprétation sont assez faciles pour que deux observateurs tels que **Léger et Duboscq** aient pu écrire à propos de leurs recherches sur un Sporozoaire : « Si nous n'avions pas réussi à mettre en relief le spirème achromatique avant et pendant la dissolution du premier noyau, la chromatine morphologique eut semblé disparaître et nous aurions fait naître le nouveau noyau d'un chromidium, tel que **Schaudinn** le décrit chez l'*Amœba coli*. Sans rien vouloir préjuger des autres cas décrits de chromatine karyogène, l'histoire de l'*Aggregata Eberthi* montre qu'il faut être circonspect dans de telles interprétations, car l'évolution nucléaire est si rapide et si complexe qu'il est fort difficile de la suivre sans lacune. » On voit donc que la question du chromidium trophique ou génératif n'est pas encore élucidée entièrement. Chez les Infusoires,

G. Entz jun. (1909) a certainement interprété des mitochondries comme étant une substance chromidiale; et je me demande si une partie tout au moins du chromidium des Rhizopodes testacés n'est pas constituée par des corps analogues aux sphéroplastes. Neresheimer (1905) a décrit chez *Amœba Doffleinii* des corpuscules de substance chromidiale très colorables et renfermant une gouttelette d'huile, qui certainement pourraient aussi bien être tout autre chose.

ÉTUDE DU CYTOPLASMA DES PROTOZOAIRES

D'après mes observations, le cystoplasma des Infusoires ciliés et des Protozoaires en général, est constitué par une substance fondamentale fluide dans laquelle se trouvent des mitochondries ou sphéroplastes, et de nombreuses granulations ou inclusions deutoplasmiques de nature graisseuse, huileuse, cristalline, etc. Il me semble impossible de séparer ici l'étude des mitochondries de celle de leur milieu; c'est donc par la substance fondamentale que je commencerai.

I. — Méthodes.

J'ai étudié les Protozoaires *in vivo* et *post mortem*, me référant toujours à cette opinion de mon maître le professeur Henneguy : « que l'on ne doit accepter les données fournies par l'action des réactifs qu'autant qu'elles confirment les résultats obtenus par l'examen à l'état vivant ». Les observations *in vivo* ont été faites sur les Protozoaires contenus dans une goutte d'eau recouverte d'une lamelle. Il est très facile de régler le volume de la goutte par rapport à la surface de la lamelle de manière que les phénomènes capillaires maintiennent un espace suffisant entre le porte-objet et le couvre-objet. On peut d'ailleurs graduer cet espace en ajoutant de l'eau avec une pipette très fine ou en en retirant à l'aide d'un lambeau de papier buvard ou de papier filtre. L'immobilisation des Protozoaires non fixés par un pédicule s'obtient facilement soit en les emprisonnant dans un fouillis d'Algues telles que des Confervacées,

soit en exerçant une légère pression avec le couvre-objet. Mais celle-ci doit être très délicatement réglée car on sait (Greef, Degen, nobisque) comment la pression peut altérer considérablement le cytoplasma et déterminer des structures alvéolaires en gonflant les sphéroplastes.

Ces premières conditions étant réalisées, le Protozoaire est observé soit par transparence avec le condensateur Abbe, soit par éclairage latéral. Je me suis servi à cet effet de l'ultramicroscope à réflexion totale et à diaphragme mobile de Reichert. Pour l'examen par transparence, je me suis servi d'objectifs à sec forts (le 8 de Leitz qui donne avec un oculaire 5 un grossissement de 940 diamètres, le $3^{m}/_{m}$ apochromatique à correction de Zeiss qui donne également un fort grossissement et ne le cède en rien quant à la clarté et à la définition à un objectif à immersion homogène), Mais je me suis surtout servi d'objectifs à immersion homogène (1/18 demi-apochromatique de Stiasnie ou apochromatique de Zeiss) qui permettent d'obtenir, avec les oculaires compensateurs moyens, des grossissements $\pm$ 1 000 diamètres très suffisants pour les observations fines ; on sait en effet qu'avec des oculaires plus forts, tels que les n°s 12 ou 18, on perd en définition ce que l'on gagne en amplification ; aussi ne peut-on guère les employer que pour l'examen de préparations très nettement colorées. J'ajouterai enfin que la plus grande circonspection s'impose pour l'observation d'objets plus petits que un μ. Les recherches d'Abbe ont en effet montré que, avec la lumière blanche, la plus petite distance qui puisse exister entre deux objets pour qu'ils restent distincts est 0 μ, 55 ; on peut s'assurer en effet que les objets plus petits que un demi-micron sont troubles et qu'il est impossible de leur reconnaître une forme. L'examen successif en lumière jaune et en lumière bleue, préconisé depuis longtemps, peut rendre quelque service dans les cas douteux où l'on croit avoir affaire à un trait réel ou à une frange de diffraction, mais les mesures étant très difficiles, l'interprétation des deux images reste le plus souvent psychologique.

L'examen ultramicroscopique ne permet pas l'usage de l'objectif à immersion qui possède une trop grande ouverture,

et qui recueillant quelques-uns des rayons latéraux supprime le fond noir. Je me suis donc uniquement servi dans ce cas, du DD à sec de Zeiss qui supporte d'ailleurs assez bien les forts oculaires compensateurs.

Les observations *post mortem* ont été faites sur des micro-organismes fixés et observés, soit *in toto* dans un médium quelconque : eau, glycérine, alcool, baume, essence, etc., soit sur des coupes. Certains détails s'observent quelquefois beaucoup mieux en faisant agir des fixateurs variés sous le couvre-objet, et sans chercher à faire de préparation définitive. Enfin, pour certaines études microchimiques sur les granulations, on peut réaliser facilement de véritables *frottis* de cytoplasma en dilacérant un Infusoire avec des aiguilles très fines et très propres sur une lame de verre, et dans un petit espace préalablement repérée par un cercle tracé au diamant; il convient que l'Infusoire soit dans une goutte d'eau très réduite et très étalée, que l'on dessèche rapidement et incomplètement, avant de faire agir les réactifs.

Pour les Protozoaires étudiés sur coupes, je me suis servi particulièrement des fixateurs suivant : peroxyde d'osmium à 2 p. 100, et liquides chromo-osmiques avec ou sans acide acétique : Flemming, Benda, Meves, etc., suivis ou non de l'action d'un réducteur : technine de Benda-Meves, ou acide pyrogallique. Puis des liquides de Bouin, Tellyesniczky, Zenker; du sublimé pur ou acétique, du sublimé alcoolique de Maier[1] qui donne de précieux résultats en empêchant la contraction ultérieure de l'Infusoire par le passage dans les alcools successifs ; etc.

Pour les petits Infusoires, le passage dans les liquides successifs (alcool, xylol, paraffine) se fait par décantation; les gros Infusoires peuvent être maniés individuellement avec une pipette fine, sous la loupe binoculaire de Zeiss. Enfin les colonies de Vorticellides constituent un matériel précieux dont l'étude ne présente aucune difficulté; il en est de même pour les Infusoires

1. **Maier.** 1903. Alcool absolu : 1 partie;

Sublimé	5	2 parties.
NaCl	0,6	
Eau	100	

parasites intestinaux. La paraffine liquide de Grübler peut rendre dans certains cas de précieux services en facilitant le maniement ou la conservation des objets. J'ajouterai que mille détails de technique sont à imaginer ou à employer dans les différents cas, depuis les tubes à inclusion de Caullery et le moule pyramidal en cuivre de Fabre-Domergue qui m'a rendu de grands services, jusqu'à la glace creusée d'une rainure imaginée par Lefèvre et employée par Meltcalf, mais que les seuls procédés qui ne donnent pas de mécomptes sont ceux les plus ordinairement employés pour les gros objets.

Pour la coloration des Protozoaires, j'ai employé *in vivo* : le rouge neutre, le bleu de crésyl brillant, le sulfate et le chlorhydrate de bleu de Nil, le bleu de méthylène, l'azur, le vert malachite, le violet dahlia, le brun Bismarck et le rouge Congo.

Post mortem, j'ai employé un grand nombre de colorants divers, mais pour la coloration des coupes, je me suis borné à un petit nombre de méthodes dont je pouvais comparer les résultats. Ce sont, en dehors des méthodes spéciales pour les mitochondries sur lesquelles je reviendrai plus loin : l'hématoxyline ferrique de Benda, suivie d'une coloration à l'éosine, à la rubine, ou à l'orange formolé, ou bien encore la triple coloration de Prenant : hématoxyline-vert lumière-éosine; la triple coloration de Mallory[1]; et la double coloration rouge Magenta-carmin d'indigo. Après une fixation à l'osmium réduit, une simple coloration par l'éosine donne d'excellents résultats.

1. Fixation de préférence au sublimé (liquide de Maier par exemple). Coloration par la fuchsine acide à 0,5 p. 100 quelques minutes, lavage à l'alcool; mordançage par l'acide phosphomolybdique à 1 p. 100 pendant une ou quelques minutes, puis coloration pendant

2 à 20 minutes dans le mélange suivant	bleu d'aniline à l'eau	0,5	gr.
	orange G	2	—
	acide oxalique	2	—
	eau	100	—

Si la fuchsine a trop coloré, on peut la faire disparaître plus ou moins en lavant la préparation à l'eau de source, ou mieux encore, au sérum physiologique de Ringer ou avec une solution de carbonate de lithine.

II. — La substance fondamentale. — Type homogène.

La substance fondamentale du cytoplasma des Protozoaires apparaît à l'état vivant à peu près telle que Dujardin l'a décrite sous le nom de sarcode. Il y a pourtant deux aspects différents, deux types de structure : le type homogène, et le type filaire.

Chez *Paramœcium*, *Glaucoma*, et chez les Vorticellides, le corps de l'Infusoire est enveloppé par une pellicule résistante, quelquefois même par une cuticule; à l'intérieur se trouve un plasma fluide qui diffue immédiatement au contact de l'eau lorsqu'on sectionne l'Infusoire; c'est pour cette raison que les expériences de mérotomie sont si difficiles, sinon impossibles à effectuer sur la Paramœcie, et encore plus sur les Vorticellides.

Le cytoplasma, examiné par transparence, se montre homogène et légèrement réfringent. Les colorants vitaux se dissolvent également dans toute sa masse, à laquelle ils peuvent donner une teinte légère. Ces colorants indiquent une réaction légèrement alcaline, car le rouge neutre ne le colore pas, et le Brillantkresylblau donne un virage manifeste, tandis que le bleu de méthylène ne donne aucune indication. Or, le bleu de méthylène en solution à $\frac{1}{5\,000}$ vire pour une concentration de soude $\frac{N}{933}$ et le Brillantkresylblau pour une concentration de $\frac{N}{2\,100}$. Nous pouvons donc conclure, dans un tel cas, que l'alcalinité du protoplasma est comprise entre ces deux chiffres; elle peut être encore plus faible d'ailleurs, car il arrive souvent que le sulfate de bleu de Nil ne donne aucun virage, tandis que le rouge neutre ne colore pas du tout. Or le sulfate de Nilblau au $\frac{1}{5\,000}$ vire pour une concentration de soude $\frac{N}{3\,100}$ et le rouge neutre vire très fortement au jaune clair en même temps qu'il devient très peu soluble pour une concentration inférieure à $\frac{N}{11\,000}$; on peut donc, ici encore, situer entre deux limites le

chiffre approximatif de cette alcalinité[1]. **Degen** (1905) était arrivé à des conclusions analogues. On sait que le plasma est généralement alcalin, surtout depuis les expériences de **Metchnikoff**, **Le Dantec**, etc., relatives à la digestion dans les vacuoles. **Degen** s'en est assuré par des essais au Lakmoïd. Puis, constatant que les alcalis produisent une vacuolisation du protoplasma, il a pensé que le chiffre de l'alcalinité nécessaire pour déterminer la formation des vacuoles indiquerait justement l'alcalinité primitive du cytoplasma. En réalité le phénomène est plus complexe, et il n'est pas dit, par exemple, que les vacuoles se forment au moment ou le cytoplasma était entièrement pénétré par la solution alcaline. **Degen**, pour une série de microorganismes, énonce les chiffres suivants, qui « donnent la concentration de NaOH à $\frac{1}{100}$ nécessaire pour produire la formation des vacuoles » :

Aspergillus	10-20
Ethalium	5-
Glaucoma	1-2
Bacillus mycoides	0,5-1

soit des chiffres donnant des concentrations de soude à $\frac{1}{500}$, $\frac{1}{1000}$, $\frac{1}{2000}$, $\frac{1}{5000}$, $\frac{1}{10000}$, $\frac{1}{50000}$ et $\frac{1}{100000}$, chiffres qui sont très voisins de ceux indiqués chez les Infusoires par les colorants vitaux, et que j'exprime en concentration de soude centi et millinormale.

L'alcalinité du cytoplasma n'est pas toujours égale en toutes les parties du corps. Chez quelques *Opercularia*, le virage du colorant est plus accentué à la périphérie du corps; le milieu restant plus bleu. Enfin, cette alcalinité est certainement

1. Ce sont là de simples indications sans valeur absolue par elle-même, car on ne sait pas au juste quel est le mécanisme du virage de ces colorants et quelles sont *toutes* les causes qui peuvent le déterminer. **Lorrain Smith** (1908) a étudié le bleu de méthylène, et montré, conformément à l'une des théories classiques de la métachromasie, qu'il est constitué par deux bases, une oxazine et une oxazone, l'une rouge et l'autre bleue, que l'on peut séparer dans certaines conditions, et dont l'une peut être regénérée sous l'action d'acides; il s'appuie sur des expériences que j'ai répétées avec tous les colorants du groupe des chinonimides : bleu de toluidine, de méthylène, de Nil, azur, rouge neutre, etc.; mais cette étude est à reprendre entièrement car le phénomène du virage de ces colorants n'est encore que très mal connu.

variable; pendant la conjugaison, elle semble diminuer et même disparaître, car j'ai vu des Paramœcies dont le cytoplasma était coloré en rose par le rouge neutre; au moment de la mort, lorsque celle-ci n'est pas dûe à l'action d'un acide ou d'un précipitant quelconque, on observe une alcalinisation rapide concomittante avec une liquéfaction telle que les particules en suspension dans le cytoplasma s'animent aussitôt de mouvements browniens. Ensuite, on observe une période d'acidité, à laquelle correspond la précipitation des colloïdes cytoplasmiques. La période alcaline, ou de liquéfaction, détermine dans ces plasmas fluides des variations de tension superficielle d'abord locales, qui produisent de brusques courants et contrecourants déterminant de curieux mouvements internes. Je les ai vus avec une netteté particulière chez la Paramœcie, et il semble que l'on puisse rapporter à un phénomène de ce genre la curieuse observation de **Fabre-Domergue** (1888) qui a vu l'endoplasma d'une Paramœcie agité de mouvements contractiles.

L'étude des phénomènes de liquéfaction et de précipitation est particulièrement intéressante à suivre a l'ultra-microscope.

Le cytoplasma normal ne paraît pas optiquement vide à l'ultra-microscope; en dehors des inclusions brillantes qu'il peut renfermer et des mitochondries qui apparaissent comme de petites taches claires, la substance fondamentale paraît légèrement lumineuse, à la manière d'une vague nébulosité; et sans qu'il soit possible d'y distinguer des granules ou des granulins. Si l'on fait diffluer dans l'eau la substance sarcodique (Pl. XXII, fig. 1) on aperçoit comme une coulée blanchâtre, plus lumineuse que le reste du plasma, ce qui tient sans doute, à ce que l'eau est moins alcaline que le cytoplasma. En effet, si l'on fait agir divers agents chimiques sur l'Infusoire tout entier ou sur une boule sarcodique on voit que les alcalis à très faible concentration rendent le cytoplasma absolument obscur, tandis que les acides et les sels des métaux lourds augmentent la luminosité, puis font apparaître très rapidement des granulins et des granules; le plasma est alors précipité. Tant que l'on se borne à augmenter ou à diminuer la luminosité de la substance fondamentale, le phénomène est réversible sans grand danger pour

la vie du Protozoaire; mais si l'on fait apparaître des granulins, l'organisme est tué et il est impossible de ramener la fluidité et le fonctionnement. Nous voyons en un mot que les anions augmentent la fluidité du cytoplasma, tandis que les cathions le précipitent; c'est ce qu'avait observé **Greeley**; seulement, comme **Mayer et Schæffer** l'ont fait remarquer pour les protoplasmas en général, nous avons affaire ici à un *gel* dont les particules sont intimement liées au solvant, et non à un *sol* présentant des granules isolés et bien distincts, animés de mouvements browniens. Il ne faut pas confondre en effet avec des granules colloïdaux cytoplasmiques les nombreuses granulations graisseuses ou autres qui sont en suspension dans son sein, et qui peuvent s'animer de mouvements browniens lorsque le cytoplasma se liquéfie, c'est-à-dire dans des conditions anormales. Le cytoplasma des Infusoires et de tous les Protozoaires est un gel de signe négatif[1].

Les liquides fixateurs, en précipitant le cytoplasma, fixent dans leur forme les détails qui existent, mais créent en même temps des structures qui n'existaient pas, qui sont artificielles. Ces structures d'ailleurs sont variables suivant le réactif employé comme on pourra s'en rendre compte par l'examen des figures 5, 6, 7, 8 et 9 (Pl. XIX). D'une manière générale, le peroxyde d'osmium donne un précipité excessivement fin, une structure presque homogène; le bichlorure de mercure au contraire donne de jolis réseaux, l'acide chromique et l'acide picrique des grains, etc. Les mélanges fixateurs gardent ces propriétés diverses. Le même plasma traité par trois réactifs différents montrera trois structures différentes; chez la *Campanella umbellaria* par exemple, le liquide de Tellyesniczky donne

1. En faisant agir sur un Infusoire une solution très faible $\left(\frac{1}{20\,000}\right)$ d'acide acétique, on n'oblient pas de précipitation, et l'on peut observer de curieux phénomènes de destruction de la pellicule (chez *Strobilidium gyrans*) puis de diffluence brusque. Chez des *Campanella* traitées ainsi pendant deux jours, ces phénomènes ne se produisent pas, mais les mouvements se ralentissent, et lorsque l'on fait agir un fixateur, l'acide osmique par exemple, le cytoplasma ne se précipite ni en grain, ni en réseau, mais en petites masses très irrégulières, réfringentes et colorables par la fuchsine (Fig. III, n° 3). Or, on sait que les acides formique et acétique sont de mauvais précipitants des albuminoïdes, et qu'ils peuvent former avec ceux-ci, lorsqu'ils se trouvent en proportion déterminée (**Mayer et Schaeffer** 1909), des acidalbumines fluides, mais facilement précipitables par d'autres agents.

(Fig. III, n° 1) un réseau à grandes mailles inégales, avec des trabécules lisses et finement anastomosés, tandis qu'avec le liquide de Bouin, on verra un réseau granuleux, à mailles courtes et égales (Fig. III, n° 2), ou même un simple granulum très dense. Le liquide de Flemming fera apparaître un délicat réseau, tandis que le liquide de Benda ou le peroxyde d'osmium pur donneront une structure homogène. Les mêmes observations faites sur un autre Infusoire, par exemple l'*Opisthonecta Henneguyi* donneront les mêmes résultats, mais avec un aspect un peu différent qui est dû à la constitution propre de chaque plasma; cela est si vrai que chez ce même *Opisthonecta*, la structure du cytoplasma, fixé au liquide de Bouin, est bien différente chez un individu normal (fig. 8, Pl. XIX) qui présente un granulum réticulé, et chez un individu enkysté qui montre un granulum très dense et homogène (fig. 9, Pl. XIX).

Fig. III. — Trois aspects du cytoplasma de la *Campanella umbellaria*. — 1, fixation au liquide de Tellyesniczky; 2, au liquide de Bouin (× 2000 diamètres); 3, fixation par l'acide osmique d'un individu traité *in vivo* par l'acide acétique très dilué.

Nous sommes donc en droit de conclure que les structures réticulées sont, chez un grand nombre d'Infusoires, de simples artefacts.

Les Protozoaires à cytoplasma homogène peuvent renfermer des granulations diverses : cristaux d'urate, de sels de chaux, etc.; granulations pigmentaires; granulations colorables *in vivo* par le rouge neutre, le Brillantkresylblau, etc.; enfin granulations graisseuses, réfringentes, colorables en noir en brun ou en gris par l'acide osmique et absorbant le Sudan III de Grübler. Quels sont les rapports de ces derniers éléments avec les liposomes d'Albrecht? existe-t-il des substances grasses diffuses dans le cytoplasma comme le pense C. Schneider? Il est difficile de répondre à ces questions; le cytoplasma prend avec le peroxyde d'osmium une teinte grisâtre très légère, mais cela ne prouve pas grand chose.

La *Vorticella convallaria*, pourtant, présente de temps à autres, et sous des influences encore indéterminées, de véritables crises adipogéniques (Fauré-Fremiet, 1905) qui ont fait croire à l'existence d'une autre espèce, nommée *Vorticella citrina*. En effet, le *V. convallaria* produit tout à coup une quantité considérable de granulations graisseuses qui se répandent dans tout le corps mais surtout à la surface des microorganismes, et ces granulations sont colorées en jaune serin par un lipochrome qui peut se trouver uniquement dans ces granules, ou bien imbiber tout le cytoplasma; il peut également imbiber le cytoplasma avant l'élaboration des grains; chez des individus ainsi imprégnés de lipochrome et probablement de corps gras, j'ai observé la formation, dans le cytoplasma, de grosses gouttelettes d'une substance fluide, homogène, très faiblement réfringente, non miscible au plasma et à l'eau, possédant une forte tension superficielle, colorée en jaune par le lipochrome, incolorable par le Sudan III et par les colorants vitaux. Ces gouttelettes, qui avaient à la fois des caractères de cytoplasma et de corps gras, finissaient par être expulsées dans l'eau; elles ne s'y conservaient pas et se détruisaient rapidement.

III. — Type inhomogène.

Ce type de protoplasma, que je n'ai rencontré jusqu'ici que chez quelques Infusoires ciliés, est caractérisé par l'existence de deux substances fluides : l'une dense et visqueuse, correspondant en quelque sorte au hyaloplasma de **Fabre-Domergue**, formant un large réseau, ou une masse filaire, baigné par l'autre, plus fluide, miscible avec l'eau et correspondant au paraplasma.

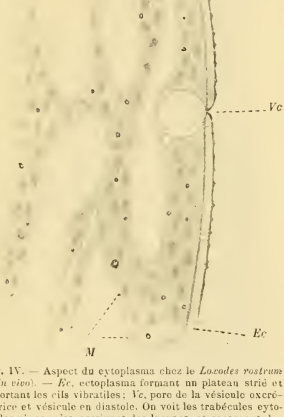


Fig. IV. — Aspect du cytoplasma chez le *Loxodes rostrum* (*in vivo*). — *Ec*, ectoplasma formant un plateau strié et portant les cils vibratiles; Vc, pore de la vésicule excrétrice et vésicule en diastole. On voit les trabécules cytoplasmiques circonscrivant des lacunes, et contenant des mitochondries *M* et des granules refringents (× 1 200 diam.).

Chez le *Loxodes rostrum*, le hyaloplasma (Fig. IV) est constitué par une substance homogène visqueuse renfermant les mitochondries et des granulations graisseuses. Cette substance forme, dans l'Infusoire, d'énormes trabécules anastomosés, entre lesquels se trouve une substance liquide. Cette structure qui existe chez quelques Infusoires et chez les Noctiluques, est connue depuis longtemps, et **Fabre-Domergue** lui dénie toute valeur au point de vue de la théorie réticulaire du protoplasma, car cet auteur voit ici non pas une structure fine, mais une disposition générale comparable à celle d'une cellule végétale avec ses trabécules cytoplasmiques et son suc cellulaire. En effet, chez le *Loxodes* par exemple, tous les organes cellulaires :

noyau, sphéroplastes, vacuoles excrétrices, vacuoles digestives, sont contenues dans le vaste réseau hyaloplasmique, tandis que les lacunes paraplasmiques ne contiennent aucun corps figuré.

Bien différent est le cas de quelques Infusoires qui appartiennent à des groupes différents : les *Nassula*, les *Stentor* et les *Urostyla*, et qui présentent tous trois la même structure. Si l'on examine l'un de ces Infusoires à l'état frais, on voit que le

Fig. V. — Cytoplasma du *Stentor Roseli* observé *in vivo* à l'état normal. — I, filaments de l'endoplasma ; II, les mêmes autour d'une vacuole ; III, aspect de la région ectoplasmique (× 1 200 diam.).

cytoplasma renferme, outre les mitochondries et diverses granulations, une substance plus dense, très légèrement réfringente, visqueuse, qui forme une masse filaire identique, au premier abord, au mitome de **Flemming**. On voit en effet un grand nombre de filaments fusiformes à peine larges de 1 μ dans leur partie renflée, longs de 10 à 15 μ, disposés en chapelets, ou bien anastomosés en réseau à mailles allongées, et formant dans tous les cas une masse filamenteuse animée d'un perpétuel mouvement de cyclose (Fig. V).

Chez *Nassula* et *Stentor* cette masse filaire emplit à peu près également tout le cytoplasma ; mais chez l'*Urostyla grandis* elle forme comme une série de courants qui se séparent, se rejoignent, se fusionnent, glissent côte à côte, entourant et contour-

nant des lacunes de cytoplasma homogène (Fig. VI). Chez *Stentor* et *Nassula*, les mitochondries et les différentes inclusions se trouvent entre les filaments ; chez l'*Urostyla grandis*, elles se trouvent particulièrement, ainsi que les noyaux et les bols alimentaires, dans ces lacunes paraplasmiques.

Il est impossible d'étudier la masse filaire de ces Infusoires autrement qu'à l'état frais ; les colorants vitaux ne la colorent pas d'une manière spéciale ; l'ultramicroscope permet difficilement de voir les filaments ; quant aux divers réactifs fixateurs, ils ont quels qu'ils soient pour effet immédiat de détruire les filaments et de précipiter toute la masse cytoplasmique en petites boulettes granuleuses (Fig. VII et Pl. XIX, fig. 21). Il semble que la substance filaire soit en partie soluble dans le paraplasma, et que son existence morphologique corresponde à un certain équilibre qui peut être rompu très facilement ; le cytoplasma de ces Infusoires apparaîtrait ainsi comme un système biphasique. Mais quelle est la nature de ce hyaloplasma filamenteux? A-t-il quelque rapport avec les substances myéliniques de **Maggi**, ou « lipoïdes » de **Albrecht** et **Schneider**? Il est difficile de répondre à ces questions car il ne présente aucune réaction particulière. Un seul fait le distingue : sa grande visco-

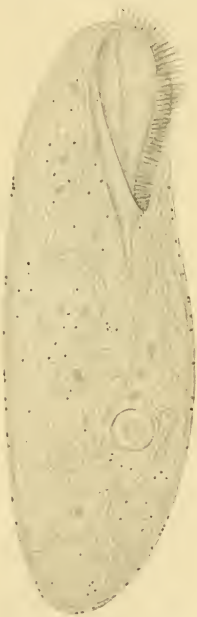


Fig. VI. — Coupe optique d'un *Urostyla grandis* observé *in vivo*. On distingue les filaments hyaloplasmiques et les lacunes renfermant les mitochondries et les noyaux. (600 × diam.)

sité et son insolubilité dans l'eau. Si l'on déchire un *Urostyla*, les parties séparées se resoudent sans aucun dommage; **Fabre-Domergue** a vu un de ces Infusoires littéralement *cloué* par un kyste assez épais qui était pris entre la lame et la lamelle; l'Infusoire faisait effort pour s'échapper, et à chaque mouvement déchirait son corps sur une étendue plus ou moins considérable, qui se refermait aussitôt après. Cette propriété permet d'effectuer

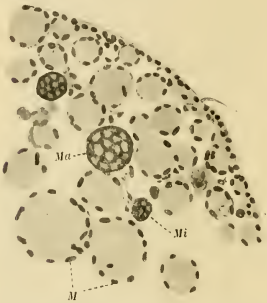


Fig. VII. — *Urostyla grandis*. Aspect du cytoplasma fixé par le liquide de Flemming. Il s'est formé des boulettes qui renfermont des mitochondries *M*; *Ma*, macronucléus; *Mi*, micronucléus (× 1 200 diam.).

Fig. VIII. — Cytoplasma d'un *Urostyla* étiré en filament.

très facilement les expériences de mérotomie. J'ajouterai que l'on obtient très facilement en comprimant ces Infusoires des formations comparables aux gouttelettes paramyéliniques de **Kölsch** et des expensions sarcodiques extrêmement visqueuses, douées d'une forte tension superficielle, pouvant adhérer aux objets et s'étirer ensuite en formant de longs filaments (Fig. VIII). Le même phénomène peut s'observer il est vrai chez quelques Infusoires à plasma homogène comme le *Strobilidium gyrans*, mais seulement dans certaines conditions qui dépendent peut-être de la réaction du milieu, et de la nature de la couche superficielle ou de la pellicule de l'organisme (Pl. XXII, fig. 2). Enfin, le cytoplasma des Infusoires à structure filaire contient lui aussi un grand nombre de granulations graisseuses et de gouttelettes

huileuses comme chez les *Nassula*; chez ces derniers Infusoires, il en existe même dans l'épaisseur du tégument, et l'on voit sourdre à la surface de celui-ci des gouttelettes réfringentes qui peuvent se fondre entre elles et se colorent en rose pur par le Brillantkresylblau, ce qui indique une certaine alcalinité, ou la présence d'un corps de la série grasse, autre qu'un acide, et dissolvant uniquement la base rouge de ce colorant.

Tous ces faits sont de nature à confirmer les vues de **Albrecht** et de **Schneider** qui admettent la nature colloïdale du cytoplasma, et pensent que des substances lipoïdes peuvent l'imbiber et jouer un rôle très important dans la morphologie cellulaire. Malheureusement, en ce qui concerne ce dernier point, il est impossible actuellement d'apporter une véritable preuve de l'existence de ces corps dans le cytoplasma; il n'en sera pas de même en ce qui concerne les mitochondries, et c'est pourquoi je me suis étendu sur les questions relatives à la constitution du cytoplasma, car les relations de ces mitochondries avec le cytoplasma sont probablement très étroites.

IV. — Les mitochondries. Caractères généraux.

Les mitochondries des Protozoaires en général se présentent *in vivo* sous l'aspect de petits corps transparents, légèrement réfringents, et présentant une teinte gris pâle; ces corpuscules sont ordinairement sphérulaires et mesurent environ un μ de diamètre; mais cette dimension n'est qu'une moyenne, et chez quelques Infusoires ils peuvent atteindre $1\mu,5$ tandis que chez d'autres ils peuvent descendre jusqu'à $0\mu,5$. Ils peuvent au contraire se présenter comme des bâtonnets, que cette structure soit normale ou qu'elle soit passagère; ils peuvent atteindre en ce cas jusqu'à $3\mu,5$ de longueur.

Chez un Infusoire donné, toutes les mitochondries présentent à peu près le même volume: celui-ci peut varier légèrement suivant l'état physiologique de l'Infusoire, mais cette variation atteint à la fois tous les sphéroplastes.

La quantité des mitochondries que renferme le cytoplasma des

Infusoires d'une espèce donnée est sensiblement constante, dans une certaine limite bien entendu. C'est-à-dire que l'on ne trouve jamais un Infusoire renfermant très peu de mitochondries et un autre en renfermant une quantité considérable. On n'observe même pas de faibles variations numériques en rapport avec des variations quantitatives ou qualitatives de la nourriture par exemple, ou en rapport avec des variations de température, d'oxygénations, etc., etc.; toutes choses qui modifient considérablement le métabolisme, et dont l'influence se manifeste aussitôt par des variations importantes du volume et du nombre des granulations dentoplasmiques : globules graisseux, etc. Les sphéroplastes ou mitochondries se distinguent nettement de ces substances qui sont utilisées par la cellule, sans faire partie d'elle-même; les mitochondries appartiennent à l'architecture de la cellule.

Les mitochondries sont très difficiles à observer *in vivo* à l'ultramicroscope. Elles ne réfléchissent pas la lumière et apparaissent simplement comme de très petites taches nébuleuses dont la luminosité tranche à peine sur le fond pourtant très sombre du cytoplasma (Pl. XXII, fig. 3 et 4).

Les mitochondries sont-elles homogènes? On peut les voir *in vivo* sous deux aspects : soit comme de petites sphérules légèrement réfringentes et parfaitement homogènes, soit comme de petites vésicules dont la périphérie, plus dense, serait seule réfringente. Ce dernier aspect n'est pas, comme on peut le supposer tout d'abord, une illusion d'optique. La couche périphérique du sphéroplaste présente nettement un double contour, et qui ne varie pas si on l'examine successivement en lumière jaune et en lumière bleue; il est vrai que ceci est de peu d'importance, et que l'épaisseur de cette paroi étant sensible-inférieure à $0\mu,5$, ces observations ont peu de valeur; mais cette couche superficielle elle-même n'est pas régulière, ce qui devrait être si elle n'était due qu'à des franges de diffraction. Elle présente des épaississements en forme de grains ou de calottes. Enfin j'ai pu voir quelquefois un granule agité de mouvements browniens dans l'intérieur de ces sphérules. Il semble donc que, dans certains cas, la mitochondrie soit une

petite masse pleine, et que dans d'autres cas elle soit comme une petite vacuole avec un contenu fluide et une couche périphérique plus dense. Ce dernier aspect apparaît d'ailleurs avec la plus grande netteté dans certaines conditions anormales. Si l'on fait diffluer un Infusoire d'une manière quelconque, de manière à mettre le cytoplasma et les mitochondries au contact de l'eau, on voit celles-ci se gonfler immédiatement. Ce résultat s'obtient avec la Paramœcie mieux qu'avec tout autre Infusoire. Si les sphéroplastes restent emprisonnés dans une gouttelette sarcodique, ils se gonflent jusqu'à entrer en contact les uns avec les autres, ce qui produit la structure mousseuse décrite par **Kölsch**. Si au contraire les sphéroplastes sont isolés dans l'eau, ils peuvent se gonfler encore davantage et atteindre des diamètres considérables tels que cinq ou six μ. La membrane périphérique est alors bien visible, et il suffit de soumettre la lamelle couvre-objet à des mouvements divers, pour arriver à rouler ces vésicules, et à *plisser* leur membrane. A l'ultramicroscope, celle-ci apparaît comme un trait légèrement lumineux circonscrivant une surface obscure (Pl. XXII, fig. 6).

Fig. IX. — *Glaucoma piriformis* observé *in vivo*. Le gonflement des mitochondries détermine la production artificielle d'une structure alvéolaire.

J'ai très souvent observé le gonflement spontané ou expérimental des mitochondries des Infusoires, et je puis affirmer que la plus grande partie des vacuoles étudiées par **Degen** chez le *Glaucoma* résultent du gonflement des sphéroplastes bien plus que de la vacuolisation du plasma (Fig. IX). Nous savons donc que les mitochondries peuvent se gonfler sous l'influence d'un milieu hypotonique, d'un milieu alcalin ou d'une compression. J'ai pu vérifier ces faits chez un grand nombre d'Infusoires ciliés. J'ajouterai que l'alcool, l'éther et le chloroforme à dose très faible m'ont donné les mêmes résultats. Cependant, ces expériences sont difficiles à réussir; il faut en effet donner au corps dont on étudie l'action une concentration telle qu'elle

puisse agir sur l'Infusoire sans toutefois le désorganiser. Le gonflement des mitochondries s'observe souvent chez des Infusoires placés dans un milieu restreint non renouvelé et non aéré; je me suis assuré qu'il n'était pas dû à l'anhydride carbonique, et j'ai constaté d'autres part qu'il correspond à la période d'alcalinité et de liquéfaction cytoplasmique dont j'ai parlé plus haut.

Les mitochondries se colorent très difficilement *in vivo*; le rouge neutre ne les colore pas; les bleus de méthylène, azur, de Nil, le Brillantkresylblau, les colorent très faiblement comme le cytoplasma, mais en bleu pur; le brun Bismarck les colore, mais sans avoir pour elles une électivité particulière; le violet dahlia les colore très bien dans quelques cas. Employé en solution aqueuse pure sur des Infusoires d'eau douce, ce colorant est sans action; si au contraire il se trouve dissous dans un liquide physiologique, sérum de Ringer, eau salée, ou mieux encore si on l'emploie suivant la formule de **Pictet** avec du chlorure de manganèse à 1 1/2, 3 et 4 p. 1000, on réussit au contraire à colorer d'une manière parfaite les mitochondries de quelques Infusoires parasites intestinaux comme le *Trichodinopsis paradoxa* du *Cyclostoma elegans*, et à colorer légèrement celles des Infusoires d'eau douce; il faut dans ce dernier cas, se servir de très faibles concentrations de chlorure de manganèse; la coloration est violet bleu, et indique par conséquent une réaction acide. Les mitochondries résistent aux acides et aux bases; elles sont insolubles dans *tous* les solvants des graisses.

Méthodes spéciales. Après fixation, les mitochondries sont difficiles à colorer de manière à les distinguer du cytoplasma. Pour arriver à ce résultat il faut avoir recours à des méthodes spéciales telles que celles imaginées par **Benda, Meves, Sjövall** etc., pour les mitochondries des Métazoaires. Les méthodes qui m'ont donné les meilleurs résultats sont : l'hématoxyline au fer après fixation chromo-osmique; la méthode de Benda; celle d'Altmann plus ou moins modifiée; enfin les méthodes à l'osmium réduit. La méthode de Benda au Kristallviolett est bien connue aujourd'hui (voir **Benda** et **Duesberg** 1907) et je ne reviendrai pas sur ce sujet.

J'ai employé la méthode d'Altmann simplifiée de la manière suivante : 1° fixation au liquide de Flemming fort, ou au liquide de Benda (acide osmique 2 p. 100, 4 volumes; acide chromique 1 p. 100, 16 volumes; acide acétique glacial : 2 gouttes), pendant deux à huit jours; coloration des coupes par une solution concentrée de fuchsine acide additionnée d'un tiers d'eau d'aniline, lavage à l'eau *distillée* et décoloration par l'alcool picrique. La décoloration est le moment délicat, parce que l'alcool picrique décolore très lentement. J'emploie souvent le procédé suivant : après avoir lavé à l'eau distillée, je verse sur la préparation un peu de liquide physiologique, celui de Ringer en particulier. La fuchsine se dissout immédiatement, et il faut faire attention de ne pas trop pousser la décoloration qui doit être achevée par l'alcool picrique.

Pour la méthode à l'osmium réduit que j'ai imaginée, les Protozoaires sont fixés soit par l'acide osmique à 2 p. 100 pendant une demi-heure, soit par le Flemming fort ou le Benda pendant un jour. Ils sont lavés pendant quelques minutes, puis on les place dans une solution d'acide pyrogallique à 10 p. 100 (**Bolles Lee**) pendant une demi-heure ou quelques heures. On passe ensuite dans les alcools, le xylol et la paraffine. Les coupes sont colorées soit par l'hématoxyline ferrique, soit par une variante de la méthode de Henneguy : permanganate de potasse à 1 p. 100 deux ou trois minutes, lavage à l'eau distillée; coloration par une solution concentrée de violet de gentiane pendant trois à six minutes; différenciation par l'essence de girofle. J'ai essayé l'essence de girofle picriquée qui m'a donné de bons résultats en produisant une double coloration.

Enfin la fixation à l'osmium suivie d'une réduction puis d'une simple coloration légère par l'éosine ou la rubine S, permettent déjà de bien mettre en évidence les mitochondries.

Mayer, Schæffer et moi avons montré (1909) que ces méthodes colorent particulièrement les acides gras, les divers procédés de fixations ayant généralement pour effet de les transformer en acides hydroxylés insolubles. J'ai appliqué aux mitochondries des Protozoaires les résultats de nos recherches, afin d'en tirer, si

possible, une notion microchimique de la mitochondrie. J'ai employé à cet effet les méthodes suivantes :

Fixations :

A) Fixation par l'alcool. J'ai employé : 1° L'eau chaude à 60° C. légèrement alcoolisée, puis les alcools de plus en plus forts jusqu'à l'alcool absolu. Séjour prolongé dans celui-ci ou bien dans l'éther ou le chloroforme à l'étuve à 45° et à la température du laboratoire. 2° Liquide de Maier modifié par une plus forte proportion d'alcool, pendant une ou deux minutes *au plus* (afin d'éviter l'action, d'ailleurs négligeable, du bichlorure de Hg sur les corps gras); puis alcools successifs, et séjour prolongé dans l'alcool absolu, l'éther ou le chloroforme, comme précédemment.

B) Fixation par l'acétone soit pur, soit additionné de bichlorure de Hg. Dans ce cas on fait agir le fixateur quelques instants, et on le remplace aussitôt par de l'acétone pur. Les pièces y font un séjour prolongé, soit à l'étuve à 45° c., soit à la température du laboratoire.

C) Fixation par quelques sels de métaux lourds : perchlorure de fer, bichlorure de platine, acétate d'urane, molybdate d'ammoniaque pendant au moins 6 ou 7 heures; puis réduction par une solution d'acide pyrogallique à 10 p. 100.

D) Fixations osmiques, chromo-osmiques et chromiques.

Après les procédés de fixation A et B, j'ai employé la triple coloration de Mallory sur les coupes, ou bien j'ai traité les pièces par la méthode de Benda et par la mienne, en les faisant passer dans le fixateur chromo-osmique ou osmique et en leur faisant subir le traitement complet. Après les procédés C, j'ai surtout utilisé la méthode de coloration au violet de gentiane après mordançage au permanganate de K. Enfin, après les procédés D, j'ai employé la triple coloration de Mallory, la méthode de Benda, l'hématoxyline de Regaud, le violet de gentiane, et la fuchsine acide ou l'Altmann.

Les observations les plus complètes ont été faites sur deux Infusoires ciliés : *Carchesium polypinum* et *Spirostomum ambiguum*; les mitochondries du premier ont été étudiées sur des coupes, celles du second sur des frottis cytoplasmiques. Les résultats peuvent se résumer ainsi :

1° Après fixation par le peroxyde d'osmium les mitochondries ne sont pas colorées. Si l'on fait passer après lavage un réducteur tel que l'acide pyrogallique, les mitochondries prennent une teinte gris foncé ou brune;

2° Après fixation par l'alcool ou l'acétone et séjour prolongé dans l'alcool, l'éther, le chloroforme ou l'acétone, on ne peut plus les colorer de manière apparente en gris par l'acide osmique avec l'acide pyrogallique;

3° Après séjour dans l'alcool et l'éther, les mitochondries peuvent encore être colorées par les méthodes de Benda et à l'osmium réduit-violet de gentiane. Après l'acétone, elles le sont encore, quoique moins facilement, chez *Spirostomum*; elles ne le sont plus chez *Carchesium*;

4° Après fixation osmique ou chromo-osmique, les mitochondries se colorent par l'hématoxyline au fer, les méthodes de Benda, et d'Altmann, le violet de gentiane au permanganate, l'éosine et la fuchsine acide.

5° Après fixation chromique, les mitochondries sont colorables par l'hématoxyline au fer, et par l'orangé G avec ou sans mordançage (formol ou méthode de Mallory).

6° Après fixation par le perchlorure de fer, le molybdate d'ammoniaque, le bichlorure de platine et l'acétate d'urane, les mitochondries ne sont pas colorées. Elles se colorent en gris plus ou moins foncé après l'action de l'acide pyrogallique.

7° Après fixation au molybdate d'ammoniaque, au bichlorure de Pt, à l'acétate d'U et surtout au perchlorure de fer, et réduction par l'acide pyrogallique, les mitochondries se colorent très bien par le violet de gentiane au permanganate, et par la fuchsine acide et l'éosine.

8° L'alcool employé soit dans l'eau chaude, soit avec un peu de sublimé, et l'acétone, altèrent la forme des mitochondries en produisant un gonflement inégal très caractéristique. Sur les coupes colorées, chaque sphéroplaste apparaît comme une vésicule à paroi fortement colorée, et portant sur un côté une calotte épaisse très colorable (Pl. XIX, fig. 14 et 15).

La présence d'un corps gras dans les mitochondries semble indiquée par l'affinité de ces éléments pour l'acide osmique

et par la diminution de leur affinité vis-à-vis de ce corps après lavage à l'alcool, à l'éther, etc.; nous avons montré d'autre part, **Mayer Schæffer** et moi, que toutes les méthodes spécifiques pour les mitochondries colorent les acides gras et la lécithine. Mais les mitochondries sont insolubles dans les solvants des graisses; et ceux-ci ne font que les altérer, sans même leur faire perdre toujours leur colorabilité par les méthodes spéciales. Nous avons précisément obtenu expérimentalement des résultats identiques en étudiant sur des combinaisons d'adsorption d'acides gras et d'albumine la série des réactions indiquées ci-dessus.

La meilleure manière d'interpréter chimiquement la nature des mitochondries est donc de les considérer comme des combinaisons d'adsorption d'acides gras ou de phosphatides et d'albumine. Nous avons dit que leur coloration vitale par le Kresylblau ou le violet dahlia indique précisément une réaction plutôt acide.

Lorsque les sphéroplastes sont gonflés, au contraire, le Brillantkresylblau donne une réaction nettement alcaline pour l'intérieur, mais encore acide pour la paroi. On sait que le gonflement se produit le plus souvent sous l'influence d'alcalis faibles; faut-il en conclure à la formation d'un savon qui changerait brusquement les conditions d'équilibre de la mitochondrie dans son milieu et provoquerait une absorption d'eau?

J'ajouterai que la fixation par les méthodes de Benda, etc., pouvant être considérée comme une oxydation des acides gras fixés sur les mitochondries, j'ai essayé sur les sphéroplastes du *Carchesium* et de la *Campanella* les autres fixateurs oxydants que **Maier, Schaffer** et moi avons proposés, ceux aux persulfates par exemple. Les mitochondries se sont montrées parfaitement colorables dans ces conditions. La méthode de Gram, au contraire, ne m'a jamais permis de colorer ces granulations.

V. — Disposition générale.

Kunstler a décrit des sphérules protoplasmiques chez des Bactéries diverses, mais je n'ai jamais pu voir avec certitude

PROPERTY OF
Z. P. METCA

chez ces microorganismes, qui sont souvent eux-mêmes de la taille des mitochondries, quelque chose qui puisse être assimilé à ces derniers éléments, qu'il faut bien se garder de confondre avec les grains de volutine. **Schewiakof** (1893) a décrit sous le nom d'*Achromatium oxaliferum* une grosse Bactérie qui possède une couche périphérique alvéolaire, et une sorte d'endoplasma à larges mailles renfermant des concrétions d'acide oxalique, et dont les trabécules contiennent des grains particuliers, colorables par le bleu de méthylène et l'hématoxyline de Delafield. Ces grains se multiplient par division et **Schewiakoff** les

Fig X. — Trois stades de la formation des pseudopodes chez une Amibe, montrant la disposition des mitochondries (× 1 400 diam. *in vivo*).

assimile a un noyau diffus, dont les éléments chromatiques seraient répartis dans toute la masse cytoplasmique. Bien des auteurs ont signalé depuis des grains colorables qu'ils ont interprétés comme un chromidium chez de nombreuses Bactériacées ; ces éléments pourraient aussi bien être des mitochondries. Mais il est très facile chez ces microorganismes de faire des confusions avec les corpuscules métachromatiques en particulier.

Rhizopodes. — J'ai observé des mitochondries chez quelques Amibes indéterminées, mais probablement voisines de l'*Amœba gorgonia* **Penard**.

Comme un grand nombre de Rhizopodes lobés cette Amibe est constituée par une masse protoplasmique assez dense, contenant le noyau, les vacuoles alimentaires et diverses inclusions, entourée par une zone de plasma hyalin, fluide, extrêmement mobile, et limitée elle-même par une fine pellicule. C'est dans

la région endoplasmique que l'on trouve les mitochondries sous forme de petites masses sphérulaires, régulières, de dimensions égales et de faible réfringence (Fig. X). Elles sont très nombreuses et sont séparées entre elles par un petit espace. Lorsque les pseudopodes se forment, on voit souvent un flot endoplasmique entraîner les mitochondries jusque dans l'ectoplasma; mais les mouvements divers d'expansion, de contraction et de cyclose ont vite fait de les ramener en une masse centrale dont le contour est nettement défini. Ces mitochondries peuvent être colorées en gris par l'osmium.

Fig. XI. — *Arcella vulgaris*. Coloration vitale par le Brillantkresylblau (coupe optique). — *T*, thèque; *N*, noyau; *Chr*, masse « chromidiale » de **Hertwig**.

Chez le *Cochliopodium pellucidum*, je les ai décrites (1905) avec plus de détails; elles présentent le même aspect *in vivo* que chez *Amœba gorgonia*; elles mesurent un peu moins de un μ de diamètre. On les trouve également réparties dans tout le corps de l'Amœbien, sauf dans les pseudopodes. Elles se colorent assez bien par l'éosine après fixation au Flemming; elles ne changent pas d'aspect pendant l'enkystement, tandis que se déposent dans le plasma une quantité de cristaux et des boulettes colorables par le rouge neutre.

Chez l'*Arcella vulgaris* et chez une *Difflugia* j'ai vu des éléments particuliers que je ne compare aux sphéroplastes que sous toute réserve, car ils constituent précisément la substance chromidiale des auteurs allemands. Ce sont de petites sphérules légèrement ovoïdes, mesurant un peu moins de un μ; elles sont très colorables à l'état frais par le Brillantkresylblau et le bleu de méthylène; légèrement par le rouge neutre. Ces sphérules sont serrées les unes contre les autres et forment ainsi une masse compacte (Fig. XI), l'anneau chromidial d'**Hertwig**, de **Zuelzer**, de **Martin**. Ces corpuscules ne sont pas homogènes;

examinés avec soin après coloration au Kresylblau, on voit que leur périphérie seule est colorée, et que celle-ci présente un épaississement en forme de calotte, qui prend le bleu avec énergie et qui, en donnant à la sphérule un aspect légèrement ovoïde, lui donne un axe de symétrie. Les sphérules de l'Arcelle et de la Difflugie sont presque toujours en petits paquets; elles peuvent s'associer deux à deux, accolées par les bouts semblables; mais elles sont plus souvent côte à côte, et toutes orientées de la même façon; une ou deux peuvent se gonfler, et les autres se trouvent alors situées sur le côté d'une vésicule beaucoup plus grosse. (Pl. XIX, fig. 3). C'est précisément cet aspect qui a été interprété comme un stade de la formation de noyau. Je n'ai pas suffisamment étudié ces éléments pour pouvoir discuter leur nature véritable.

Fig. XII. — Sphérules de l'*Heteromitus olivaceus* d'après **Kunstler**. — I, structure de la paroi de la vésicule; II, aspect de la couche sous cuticulaire.

Chez l'*Actinophrys sol*, j'ai vu *in vivo* des sphérules ressemblant beaucoup à des mitochondries, mais je ne les ai pas colorées.

Flagellés. — C'est chez les Infusoires flagellés que **Kunstler**, dans ses nombreux travaux, a particulièrement observé la structure sphérulaire du cytoplasma. Chez *Cryptomonas curvata* il existe des sphérules individualisées, libres dans tout le cytoplasma. Ces sphérules, plus abondantes et plus rapprochées à la surface, forment une couche sous-cuticulaire bien visible chez *Heteromitus olivaceus* (Fig. XII-2). Mais **Kunstler** n'a guère employé que l'acide osmique pour l'étude de ces divers éléments.

Prowazek (1903) a bien coloré par l'hématoxyline les sphérules qui forment la paroi de l'infundibulum buccal chez *Chilomonas paramœcium*. Je reviendrai plus loin sur cet organe; chez *Polytoma uvella*, il décrit les mitochondries à la surface du corps, immédiatement au-dessous de la cuticule. Elles constituent pour lui la couche alvéolaire de **Bütschli**. La forme de ces sphérules

est variable; elles peuvent se présenter comme des grains, des alvéoles à paroi fortement colorée et à contenu sombre, ou encore comme des bâtonnets flexueux qui peuvent s'anastomoser (Fig. XIII).

Chez un *Cryptomonas* indéterminé (Fig. XIV), j'ai coloré par l'hématoxyline des grains réguliers mesurant un peu moins de

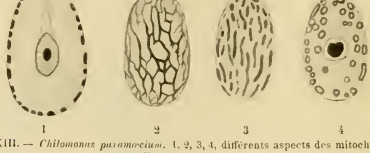


Fig. XIII. — *Chilomonas paramœcium*. 1, 2, 3, 4, différents aspects des mitochondries d'après **Prowazek**.

1 μ de diamètre et disséminés dans tout le cytoplasma sur les mailles du réseau de précipitation. Bien que je n'aie pas employé la méthode de Benda, je considère ces éléments, aussi bien que ceux décrits par **Prowazek**, comme vraisemblablement identique aux mitochondries des Infusoires ciliés.

Infusoires ciliés. — Dans tout le groupe des Ciliés, les mitochondries se présentent avec une remarquable uniformité de caractères et de disposition.

Fig. XIV. — *Cryptomonas* (× 1400 diam.).

Chez le *Glaucoma piriformis* (**Fauré-Fremiet**, 1906), les mitochondries sont situées à la surface de l'Infusoire, et l'endoplasma, extrêmement fluide et formant sur les coupes un réticulum à mailles très fines et très espacées, n'en contient qu'un très petit nombre disséminé au hasard, dans les environs du noyau ou vers les extrémités du corps (Fig. XV-1). Les mitochondries de cet Infusoire sont en général de forme allongée; leur longueur atteint 2 et même 4 ou 5 μ tandis que leur largeur est inférieure à un micron; elles sont alignées dans le prolongement l'une de l'autre, formant une file régulière entre chaque ligne d'implantation ciliaire des cils vibratiles. Cette disposition donne à l'ectoplasma, lorsqu'il est vu superficiellement, une striation longi-

tudinale caractéristique (Fig. XVI). Mais ces mitochondries en forme de bâtonnets, on pourrait presque dire ces *chondriochontes*, peuvent se fragmenter en sphérules ou mitochondries proprement dites. Celles-ci envahissent alors tout le cytoplasma, comme on peut le voir chez les petits individus que l'on observe fréquemment chez le *Glaucoma* et qui résultent de divisions répétées dont on n'a pas encore établi la nature; en même temps, elles perdent leur disposition régulière au-dessous de la pellicule (Fig. XV-2).

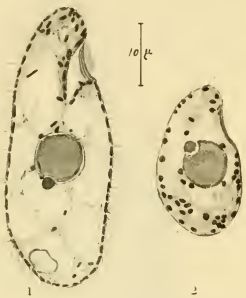


Fig. XV. — *Glaucoma piriformis*. Osmium réduit. Hématoxyline ferrique de Benda (× 1 400 diam.).

Je les ai très bien colorées chez cet Infusoire par l'hématoxyline ferrique après la fixation osmium-pyrogallol; tandis que, après les autres fixations, les mitochondries, bien que visibles, ne peuvent prendre une coloration élective.

Fig. XVI. — Mitochondries de l'ectoplasma chez le *Glaucoma piriformis*. Chondriosomes et chondriomites (× 1 200 m.).

Chez *Paramœcium caudatum* les sphéroplastes sont très nombreux, et distribuées dans tout le corps. Après fixation à l'osmium réduit, une simple coloration à l'éosine les met très bien en évidence au milieu du très fin réseau de précipitation (Pl. XIX, fig. 19); l'hématoxyline ou le violet de gentiane les colore fortement en même temps que les trichocystes. Les mitochondries sont particulièrement nombreuses (Fig. XVII) dans la zone ectoplasmique, ou couche à trichocystes, qui se trouve immédiatement au-dessous de la cuticule : les trichocystes sont rangés les uns à côté des autres perpendiculairement à celle-ci

et les mitochondries occupent les intervalles qui les séparent. Sur la coupe figurée ici (Fig. XVII) l'action du réactif a déjà fait exploser un très grand nombre de trichocystes.

Chez *Trachelius ovum*, (Fig. XVIII et Fig. IV) les mitochondries, très nombreuses, sont régulièrement distribuées dans toute la masse cytoplasmique qui forme, comme il a été dit plus

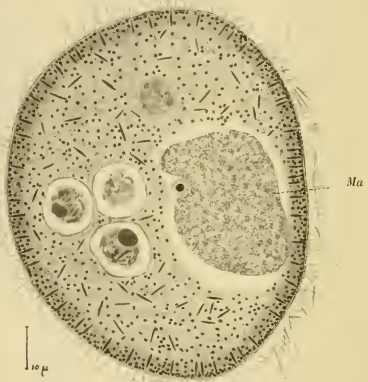


Fig. XVII. — Coupe transversale de *Paramecium caudatum*. Osmium réduit, hématoxyline au fer. — *Ma*, macronucléus; on voit le micronucléus dans un enfoncement de celui-ci. Le cytoplasma renferme des bols alimentaires, des trichocystes et les mitochondries (× 1 000 diam.).

haut, un réseau à très larges mailles; On n'en trouve jamais dans le liquide intertrabéculaire. Les mitochondries de cet Infusoire sont généralement ovoïdes ou même fusiformes, et leur dimension atteint souvent 1,5 μ en longueur. Très nombreuses au-dessous de la pellicule (fig. XIX-1) elles forment ici comme chez tous les Infusoires d'ailleurs, la prétendue couche alvéolaire de Bütschli. Elles sont disposées entre les lignes d'implantation ciliaires, dont on voit sur la figure les corpuscules

basaux, et laissent un espace vide autour du pore de chaque

Fig. XVIII. — *Trachelius ovum*. Osmium réduit, hématoxyline ferrique. — *Ma*, macronucléus. Le cytoplasma est bourré de mitochondries (× 1 000 diam.).

vésicule excrétrice. Chez la plupart des individus, un grand

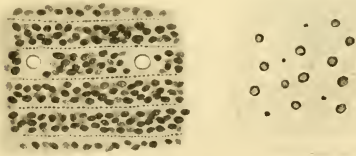


Fig. XIX. — *Trachelius ovum*. — I, aspect de l'ectoplasma : on voit les ligges d'implantation des cils avec les corpuscules basaux, deux pores de vacuoles contractiles, et la couche pariétale des mitochondries; II, mitochondries sphérulaires de l'endoplasma (× 2 500 diam.).

nombre de mitochondries paraissent inhomogènes, la surface étant beaucoup plus colorée que le centre (Fig. XIX-2).

Le cytoplasma du *Strobilidium gyrans* renferme un grand nombre de mitochondries irrégulièrement distribuées et formant des amas plus ou moins denses, surtout vers la périphérie. Elles sont le plus souvent sphériques, mesurent environ un micron de diamètre, et présentent presque toujours leur surface plus

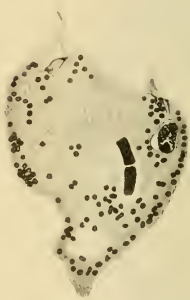


Fig. XX. — *Strobilidium gyrans*. Osmium réduit, hématoxyline de Benda. On voit une coupe transversale de macronucléus et les mitochondries sphérulaires et peu nombreuses (× 1 400 diam.).

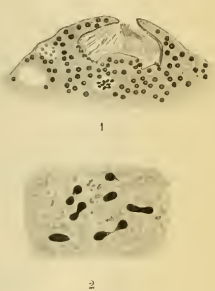


Fig. XXI. — *Strobilidium gyrans*, même méthode. — 1, région du nouveau péristome. Mitochondries sphérulaires (× 1 400 diam.); 2, quelques mitochondries en division (2 500 diam.).

colorée que le centre (Fig. XX et XXI). Elles sont très facilement colorables par l'hématoxyline ferrique après le liquide de Flemming, sans traitement spécial. Si l'on fait une double coloration rouge Magenta — carmin d'indigo, elles prennent volontiers l'un ou l'autre de ces colorants, suivant les conditions de fixation ou de décoloration.

Chez le *Cyttarrocyclis Ehrenbergii*, Gesa Entz jun. (1909), décrit les mitochondries (sous le nom de substance chromidiale) avec une disposition à peu près identique : amas de sphérules colorables par l'hématoxyline, irrégulièrement distribués dans le cytoplasma.

Chez le *Tintinnidium inquilinum* (Fauré-Fremiet 1908) j'ai

décrit dans tout le cytoplasma les sphéroplastes mesurant environ un micron.

L'*Urostyla grandis*, dont j'ai étudié plus haut le cytoplasma, renferme une grande quantité de mitochondries (Fig. XXII) ; sur les coupes, l'aspect présenté par le cytoplasma est tout à fait anormal, par suite de la transformation immédiate du hyaloplasma filamenteux en boulettes ; les mitochondries se trouvent toujours prises dans ces boulettes dont elles occupent la surface, tandis que pendant la vie, comme on l'a vu plus haut, elles se trouvent *entre* les filaments. Chez les Infusoires enkystés (Fig. XXIII), cet aspect est moins accentué ; le plasma plus dense, et devenu à peu près homogène, se fixe beaucoup mieux. Les mitochondries de l'*Urostyla* apparaissent très facilement, même après fixation au sublimé ; elles se colorent bien en ce cas par l'hématoxyline ferrique, par la fuchsine si l'on emploie la méthode de Mallory, ou par le carmin d'indigo dans la double coloration avec le rouge Magenta. Elles mesurent près de un μ de diamètre, et sont sphérulaires ou ovoïdes, d'aspect toujours homogène.

Fig. XXII. — *Urostyla grandis*. liquide de Maier. Hématoxyline ferrique. Les noyaux sont les gros corps colorés en noir foncé (× 800 diam.).

Les Vorticellides sont des Infusoires extrêmement favorables pour l'étude des mitochondries, grâce à la maniabilité de leurs

colonies, souvent très volumineuses. J'ai étudié particulièrement quelques *Acontractilia* : *Campanella umbellaria* (*Epistylis grandis* de Ehrenberg) et les *Opercularia racemosa* et *notonectæ* (sp. nov); deux *Contractilia* : *Vorticella convallaria* et *Carchesium polypinum*; une espèce libre : l'*Opisthonecta Henneguyi*; et une Trichodinide : le prétendu *Trichodinopsis paradoxa*.

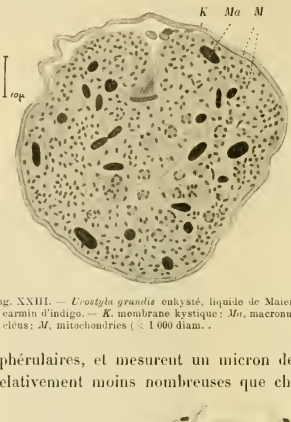


Fig. XXIII. — *Urostyla grandis* enkysté, liquide de Maier, carmin d'indigo. — *K*, membrane kystique; *Ma*, macronucléus; *M*, mitochondries (× 1 000 diam.).

Chez l'*Opisthonecta Henneguyi*, les mitochondries sont sphérulaires, et mesurent un micron de diamètre. Elles sont relativement moins nombreuses que chez d'autres espèces, et

Fig. XXIV. — *Opisthonecta Henneguyi*. Osmium réduit. Hématoxyline de Benda. — *Ma*, macronucléus. On distingue dans le cytoplasma, outre les mitochondries, quelques bols alimentaires et une portion du vestibule avec cils et corpuscules basaux (× 1 000 diam.).

comme toujours, sont particulièrement abondantes à la surface (Fig. XXIV). Je n'ai jamais pu les colorer autrement que par

les méthodes spéciales à l'osmium réduit (violet de gentiane,

Fig. XXV. — *Trichodinopsis paradoxa* fixé sur l'épithélium intestinal du *Cyclostoma elegans*. — *Ma*, macronucléus; *Mi*, micronucléus. On distingue dans le cytoplasma quelques myoïdes et une coupe du vestibule; *M*, mitochondries; *G*, globules graisseux. Remarquer les mitochondries des cellules épithéliales qui sont de plus petites dimensions (× 1 000 diam.).

hématoxyline, Benda, etc.), au moins chez les individus actifs (Pl. XIX, fig. 4, 5, 6, 7 et 8), car chez les individus enkystés,

j'ai pu les colorer après une simple fixation au liquide de Bouin. Dans les kystes, les mitochondries sont un peu plus petites et elles se réunissent en amas denses et irréguliers. (Pl. XIX, fig. 9). Les mitochondries du *Trichodinopsis paradoxa* présentent le même aspect et la même disposition surtout périphérique. Elles sont légèrement colorables après les fixateurs ordinaires. **Issel** (1906) les a très bien figurées sur les coupes de cet Infusoire. La figure XXV montre un individu fixé sur l'épithélium intestinal de son hôte : le *Cyclostoma elegans*; la préparation a été colorée par la fuchsine suivant la méthode d'Altmann, après fixation osmique. On voit dans les cellules épithéliales des mitochondries beaucoup plus petites que celles du *Trichodinopsis*, mais leurs réactions histologiques sont à tel point identiques qu'elles se colorent et se décolorent exactement en même temps. On voit en outre dans le plasma de l'Infusoire de grosses sphérules de nature graisseuse, qui se colorent en gris par l'acide osmique. Des granulations semblables se retrouvent dans la cellule épithéliale au-dessous de la zone des mitochondries.

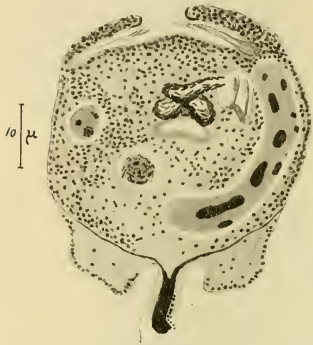


Fig. XXVI. — *Carchesium polypinum*. Osmium réduit, hématoxyline de Benda. On voit le macronucléus dont les nucléoles seuls sont colorés; une coupe transversale du vestibule : la vacuole contractile et son réservoir dont la paroi est formée de mitochondries; les myoïdes et le myonème du pédicule. Le cytoplasma est rempli de mitochondries (× 1 100 diam.).

Chez le *Carchesium polypinum* les mitochondries, après fixation au liquide de Benda, sont de petite dimension : leur diamètre s'approchant de 0,5 μ ; tandis que après l'osmium réduit selon **Bolles Lee**, elles mesurent près de un micron. Elles sont

en effet, chez cette espèce, tout particulièrement sensibles à l'action des réactifs. C'est surtout chez le *Carchesium* que j'ai observé le gonflement des mitochondries sous l'action des fixateurs à l'alcool ou à l'acétone, et la formation d'une petite calotte, telle que le montrent les fig. 14 et 15 (Pl. XIX). Dans les conditions normales, d'ailleurs, les sphéroplastes du *Carchesium* présentent des aspects différents chez un même individu; les figures 11 et 12 (Pl. XIX) montrent d'une part des mitochondries homogènes, et d'autre part des mitochondries vésiculeuses, dont la paroi seule est colorée; celles-ci en général, se trouvent à la surface de l'Infusoire. La distribution de ces éléments n'est pas très régulière chez le *Carchesium*. Ils sont très nombreux (Fig. XXVI) dans certaines régions, telle que la collerette et le sommet du disque, dont le cytoplasma n'est jamais agité par le passage des bols alimentaires; ils sont au contraire très rares dans la région inférieure du corps située au-dessous du cône des myoïdes, et nommée *Corticalplasma* par les auteurs allemands. On verra plus loin que les mitochondries jouent un rôle dans la constitution du pédicule et du réservoir de la vésicule excrétrice.

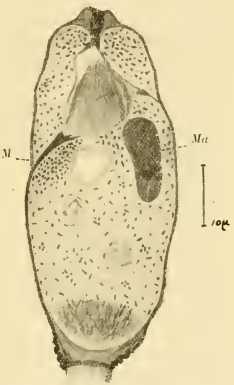


Fig. XXVII. — *Opercularia racemosa*. Osmium réduit, hématoxyline de Benda. — *Ma*, macronucléus; *M*, myonèmes du péristome. Les mitochondries sont de très petites dimensions (× 1 400 diam.).

Enfin, chez l'*Opercularia racemosa* (Fig. XXVII), les mitochondries sont de très petites dimensions, car elles mesurent moins de 0,5 μ de diamètre; il est impossible de leur trouver la moindre structure et elles paraissent homogènes; elles affectent souvent la forme d'un court bâtonnet et peuvent également se

trouver associées et former des diplosomes. Elles ne sont jamais colorables qu'après fixation par les méthodes au chrome ou à l'osmium. Chez l'*Opercularia notonectæ*, qui est une plus grande espèce que la précédente, les mitochondries présentent les dimensions ordinaires de celles des Infusoires libres, soit près de un μ. Après fixation au Zenker ou au sublimé elles se colorent un peu plus fortement que le plasma par la fuchsine. Chez ces deux espèces, les sphéroplastes sont particulièrement nombreux dans la collerette et dans le disque; lorsque celui-ci est contracté, comme cela se produit toujours après fixation, il est constitué presque uniquement par un amas de mitochondries serrées les unes contre les autres. La région inférieure du corps, qui renferme un cône de fibrilles élastiques, n'en renferme pas, ou très peu.

VI. — Role anatomique des mitochondries.

On a vu que, si les mitochondries sont à peu près également réparties dans tout le cytoplasma, elles peuvent également se localiser en certains points et prendre part à certains détails d'organisation. Il est vraisemblable que dans ce cas, elles jouent un rôle physiologique particulier, mais comme celui-ci est inconnu ou trop peu connu nous nous limiterons dans le présent travail à la simple description anatomique.

Chez les Vorticellides en général, la vacuole excrétrice ne se vide pas directement dans le vestibule; elle déverse son contenu dans celui-ci par l'intermédiaire d'un canal efférent plus ou moins compliqué (*Epistylis*, *Campanella*, *Ophrydium*) ou d'une sorte de poche plus ou moins contournée et lobée que l'on nomme réservoir de la vésicule. Celui-ci est bien développé chez le *Carchesium polypinum* et la *Vorticella convallaria*.

Chez l'un et l'autre de ces Infusoires il présente à peu près le même aspect : c'est une sorte de poche irrégulièrement sphérique, quelquefois bilobée, et présentant un prolongement contourné en forme de canal; celui-ci se rétrécit peu à peu et va s'ouvrir dans le vestibule. Au moment de la diastole de la vésicule excrétrice, la paroi de celle-ci prend contact en un ou deux

points avec la paroi de la poche qui forme le réservoir. C'est là que l'ouverture se produit, et c'est par là que la vacuole expulse son contenu. Le réservoir se dilate légèrement puis s'affaisse un peu ensuite, mais ce mouvement est à peine sensible, et il est facile de voir que cette poche ne possède aucun genre de contractilité. La paroi du réservoir observé *in vivo* montre une quantité de sphéroplastes, un peu plus réfringents et un peu plus petits que ceux du cytoplasma, serrés les uns contre les autres et présentant souvent la forme de bâtonnets (Fig. XXVIII). Sur les coupes, ces éléments apparaissent très bien serrés les uns contre les autres et forment manifestement une couche régulière autour du réservoir (Pl. XIX, fig. 11); ils forment également la paroi du canal, et ne s'arrêtent qu'au niveau du vestibule dans la paroi duquel on n'en voit *jamais* (Fig. XXVI). Les mitochondries de cet organe sont beaucoup plus visibles à l'ultramicroscope que celles du cytoplasma (Pl. XXII, fig. 7); elles paraissent même assez brillantes; elles se colorent plus fortement aussi par l'hématoxyline ou la méthode de Benda, et l'on peut décolorer toutes les mitochondries du cytoplasma pour ne laisser colorées que celles du réservoir. **Schröder** (1906) les a bien figurées chez *Vorticella monilata*. En un mot ces mitochondries spécialisées se distinguent des mitochondries somatiques non seulement par leur position, mais encore par de petites différences dans leur aspect ou leurs réactions. **Kunstler** a signalé chez une Fagellé, *Heteromitus*, une structure analogue de la paroi propre de la vacuole contractile qui apparaît manifestement constituée par des sphérules protoplasmiques légèrement réfringentes (Fig. XII-1, p. 509).

Fig. XXVIII. — Vésicule contractile du *Carchesium polypinum* avec son réservoir observé *in vivo*.

Les Infusoires flagellés des genres *Cryptomonas* et *Chilomonas* possèdent un appareil buccal assez compliqué comprenant une

ouverture en forme d'entonnoir légèrement déprimé du côté gauche, ce qui forme la cupule flagellifère recevant au fond et en haut la vésicule contractile, et se continuant à droite et en bas par une courte échancrure de laquelle part un infundibulum assez spacieux que **Kunstler** nomme poche digestive ou « estomac ». Les parois de cette poche sont constituées par des sphérules réfringentes qui ont été figurées par les premiers observateurs. D'après **Kunstler** (1882 *b*) ces granulations se colorent en bleu par l'iode ce qui indique cependant la présence d'amidon ; si l'Infusoire est mal nourri, les granules restent bien visibles, mais ne donnent plus la réaction bleue avec l'iode : ils se colorent en jaune comme une substance albuminoïde quelconque. **Kunstler** en conclut que ces sphérules peuvent élaborer de l'amidon. **Prowazek** (1903) les a bien colorées par l'hématoxyline ferrique chez *Chilomonas paramœcium* et je les ai moi-même observées et colorées souvent (Fig. XXIX). Ces sphérules ressemblent beaucoup aux mitochondries des Infusoires. Malheureusement, je n'ai pas essayé sur elles les méthodes spéciales et je ne puis affirmer dans ce cas qu'il y ait identité entre ces éléments.

Fig. XXIX. — *Chilomonas paramœcium* fixé par le peroxyde d'osmium. — *Ph*, pharynx avec mitochondries pariétales ; *N*, noyau.

La pédicule des Vorticellides contractiles est assez compliqué, mais on peut le ramener à un type général schématique en disant qu'il est constitué par une enveloppe externe résistante et élastique, de nature chitineuse, et par une partie centrale qui est le prolongement direct du corps de l'Infusoire. Ce prolongement est lui-même constitué par une pellicule résistante formant une sorte de tube dans lequel on distingue une fibre musculaire lisse disposée en spirale, le spasmonème de **Gesa Entz** (1892) et un cordon granuleux, le cordon plasmatique du même auteur. Les granulations qui constituent ce cordon sont reliées

entre elles par un fin tractus protoplasmique; elles peuvent former un simple chapelet comme chez la *Vorticella microstoma* ou la *Vorticella convallaria* Fig. XXX), ou bien un cordon épais dans lequel elles sont très nombreuses, comme chez le *Carchesium* ou les grands *Zoothamnium*. *In vivo* ces sphérules paraissent légèrement réfringentes. Elles sont un peu plus petites que les sphéroplastes somatiques mais présentent le même aspect. Elles ne prennent pas, ou très peu les colorants vitaux et elles se laissent mal différencier post-mortem. Pourtant la méthode de Benda les colore très bien (Pl. XX, fig. 13) ainsi que l'hématoxyline dans certains cas (fixations osmiques). Elles se colorent bien par la fuchsine et l'éosine. Elles ont été très bien décrites par **Maier** (1903) et par **Schröder** (1906). Il s'agit ici encore de mitochondries spécialisées, et il est difficile de ne pas rapprocher cette structure de celle présentée par la queue de la plupart des spermatozoïdes, constituée par un filament axial autour duquel est enroulé un cordon spécial de mitochondries. D'ailleurs, le cordon mitochondrial des Vorticellides n'est pas un fait unique chez les Protozaires, et le tentacule de la Noctiluque présente une disposition tout à fait analogue. **Vignal** (1878) a décrit en effet dans cet appendice un cordon contractile strié transversalement et à côté de celui-ci un cordon granuleux; d'après mes observations, ces grains, qui mesurent près de un micron de

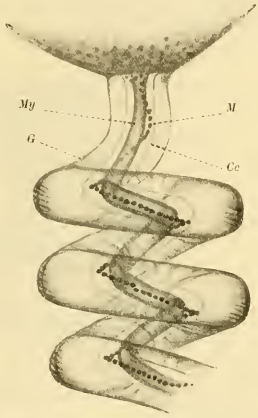


Fig. XXX. — Pédicule de la *Vorticella convallaria*. — *My*, myoème; *M*, cordon mitochondrial; *Cc*, gaîne du cordon central; *G*, gaîne du pédicule (× 2 000 diam.).

diamètre, ont identiquement le même aspect que les mitochondries des Infusoires ciliés (Fig. XXXI). Elles forment une couche régulière de chondriosomes et de chondriomites sur la face externe du tentacule; peu nombreuses dans la région basale de celui-ci, elles sont au contraire abondantes et serrées à son extrémité libre. Les fixations à l'osmium réduit permettent de les voir mieux que toute autre.

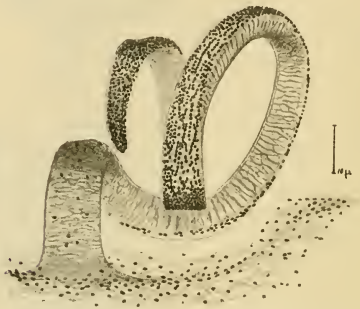


Fig. XXXI. — Tentacule de la *Noctiluca miliaris*. Osmium réduit, bleu d'aniline alcoolique. On distingue la striation transversale de la partie contractile et la couche mitochondriale. L'ectoplasma, dont il est figuré un lambeau, contient un grand nombre de mitochondries.

Je dirai encore un mot au sujet des myoïdes des Vorticicellides. Ces fibrilles contractiles sont d'aspect homogène, mais elles se colorent à peu près exactement comme les mitochondries. Quelques auteurs pensent que la fibrille musculaire striée se forme chez les Métazoaires par association de mitochondries disposées en files parallèles. Les fibrilles lisses des Vorticellides se formeraient-elles aussi par un mécanisme analogue? Je n'ai vu aucun fait qui permette de le penser, et, d'ailleurs, ces fibrilles se ramifient au point où elles prennent contact avec le tégument, et se résolvent en filaments beaucoup plus fins que des mitochondries.

VII. — Multiplication des mitochondries.

Un grand nombre d'observateurs, depuis **Kunstler**, **Gesa Entz** (1892) et **Wallengren** (1900) jusqu'à **Prowazek** (1903) et **Schröder** (1906), ont signalé chez les Infusoires, des sphérules, des cytophanes, des granules, en forme de bâtonnets et de *biscuit*, et ils ont interprété ces aspects comme des formes de division.

J'ai très souvent observé, surtout à l'état frais, ces formes en

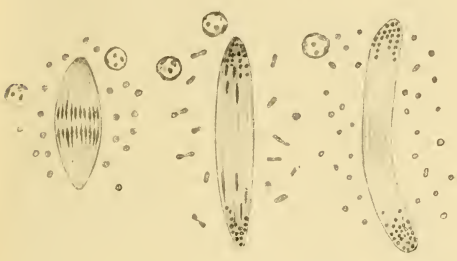


Fig. XXXII. — Trois stades de la division simultanée du micronucléus et des chondriosomes chez *Carchesium polypinum* (*in vivo*).

biscuit caractéristiques, et j'ai vu que chez un individu donné, toutes les mitochondries ou à peu près toutes, sont au même instant, au même stade : soit sphériques, soit en bâtonnets ou en biscuits. Il y a synchronisme dans les variations de forme de ces éléments. Il y a également synchronisme entre la bipartition des mitochondries et la division de l'Infusoire tout entier. On peut voir en tout temps dans le cytoplasma des mitochondries plus ou moins ovales ou allongées en courts bâtonnets, mais les formes en biscuit et les formes caractéristiques de la division ne s'observent qu'au moment de la division de l'Infusoire, et, suivant les espèces, le phénomène se produit soit pendant toute la division du corps, soit un peu avant, soit après. Chez

le *Carchesium polypinum* la division des mitochondries semble s'effectuer rapidement, comme j'ai pu m'en rendre compte par l'observation suivante faite *in vivo* : à cinq heures vingt-cinq minutes, je trouve un individu dont le micronucléus est en voie de division ; le fuseau achromatique est bien visible (Fig. XXXII-1) et les chromosomes se sont séparés en deux plaques filles. Les sphéroplastes environnants sont tous de forme ronde, au repos. A 5 heures 45 minutes le micronucleus s'est allongé ; les chromosomes se concentrent aux extrémités. *Toutes les mitochondries sont en forme de biscuit* (Fig. XXXII-2). A six heures, le micronucléus continue à évoluer, mais les mitochondries se sont divisées et l'on ne voit plus que de petites mitochondries sphérulaires ; la division des chondriosomes, qui a coïncidé avec celle du micronucléus n'a donc pas duré une demi-heure.

Pourtant, chez quelques *Vorticella* et chez quelques *Opercularia*, on voit presque toutes les mitochondries en bâtonnets, en biscuit, ou en haltères chez les individus *venant* de se diviser, et l'on en avait déjà vu à ces stades avant la division. Faut-il admettre qu'il y a deux divisions des sphéroplastes, une avant celle de l'individu même et une autre après? Ce phénomène n'est pas inconcevable, car un certain nombre de mitochondries se transforment en produits deutoplasmiques et ne peuvent plus en conséquence se multiplier postérieurement.

Chez l'*Urostyla grandis* qui est un Infusoire assez volumineux pour qu'on puisse le manipuler avec des pipettes fines, et l'orienter convenablement dans la paraffine, j'ai cherché à voir le moment de cette division des sphéroplastes, en coupant des Infusoires aux différents stades de la division. J'ai pu constater ainsi que dès le début de la division, c'est-à-dire lorsque le corps se contracte sur lui-même, et avant même que tous les macronucléus se soient fusionnés en une seule masse, un grand nombre de mitochondries sont en forme de bâtonnet. Mais c'est surtout au moment de la division des micronucléus (Fig. XXXIII et Pl. XIX, fig. 21) que l'on observe ces formes en plus grand nombre.

Chez l'*Urostyla* les mitochondries en voie de division prennent rarement la forme en biscuit, habituelle chez le *Carchesium* ; elles prennent plutôt la forme de bâtonnets longs de plus de

deux microns et qui semblent se couper en deux par une brusque incision transversale, plutôt que par un étirement progressif. Les mitochondries présentent à ce stade un aspect bactérioïde remarquable. Chez le *Spirostomum ambiguum* (Fig. XXXIV) et chez le *Strobilidium gyrans* (Fig. XXI) on voit au contraire des formes en biscuit très caractéristiques.

Fig. XXXIII. — *Urostyla grandis*. Division simultanée du micronucléus et des chondriosomes (liquide de Flemming, hématoxyline ferrique).

Les mitochondries qui constituent le cordon plasmatique du pédicule des Vorticellides ne semblent pas se diviser; celles de la paroi du réservoir de la vacuole excétrice, au contraire, présentent très souvent des formes en biscuit, soit avant, soit après la division de l'Infusoire.

En résumé, les mitochondries ou sphéroplastes se multiplient par bipartition, et il existe un synchronisme remarquable et régulier entre la division de toutes les mitochondries somatiques, de celles du réservoir de la vacuole, et la division des micronucléus et de l'Infusoire tout entier.

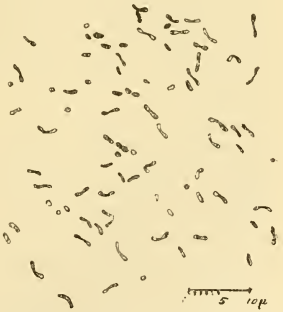


Fig. XXXIV. — *Spirostomum ambiguum*. Chondriosomes en voie de division (frottis fixé à l'acide osmique et coloré au violet de gentiane).

Les mitochondries en voie de bipartition se distinguent non seulement par leur forme, mais encore par leur colorabilité; examinées à l'état frais, elles semblent toujours plus denses que dans les conditions ordinai-

res; il en est de même après fixation et coloration; on n'observe pas de formes vacuolaires; qu'elles soient en biscuits, en bâtonnets ou en grains, elles semblent être homogènes et se colorent uniformément et avec une grande intensité.

VIII. — Variations fonctionnelles de la forme des mitochondries.

L'aspect des mitochondries peut varier dans une certaine mesure, chez les Infusoires tout au moins, avec l'état physiologique de l'individu. On vient de voir que, au moment de la division, elles semblent être condensées et sont particulièrement colorables. Il en est de même, tout au moins chez quelques espèces, pendant l'enkystement. Les mitochondries de *l'Opisthonecta* (Pl. XIX, fig. 9) sont dans ce cas plus petites que d'habitude, et se réunissent en amas irréguliers. Elles sont colorables par l'hématoxyline ferrique, même après une simple fixation au liquide de Bouin, qui ne permet pas de les différencier dans les conditions normales. J'ajouterai tout de suite que chez l'*Urostyla grandis* au contraire (Fig. XXIII, p. 516) l'aspect et la colorabilité ne varient pas avec la vie latente d'une manière très sensible.

Ce n'est pas seulement dans le cas spécial réalisé par l'enkystement, que l'on trouve des aspects différents des mitochondries. Chez une Vorticellide quelconque on pourra voir, je suppose, des sphéroplastes homogènes ou à peu près dans tout le cytoplasma, tandis que ceux que l'on trouve immédiatement au-dessous de la pellicule sont tous d'aspect vacuolaire (Pl. XIX, fig. 12); et cet aspect peut être vérifié *in vivo*. D'autres fois, ce peut être un individu tout entier dont les mitochondries sont gonflées et vacuolaires; (*Campanella*, Pl. XIX, fig. 17 *a*); peut-être faut-il voir dans ce fait, la manifestation, l'expression d'une activité élaboratrice? C'est l'hypothèse qui a été émise par Kunstler et Gineste (1908) et par moi; on voit en effet, dans certains cas, des granulations apparaître dans la sphérule elle-même, telles que j'ai pu les observer chez le *Carchesium poly-*

pinum (Pl. XIX, fig. 1 *d*). Mais, à ce point de vue, les sphéroplastes du *Paramœcium caudatum* sont particulièrement intéressants à observer, soit sur des coupes, soit sur des dissociations.

Après fixation à l'osmium réduit et coloration à l'hématoxyline, on peut avoir sur des coupes de Paramœcies suffisamment décolorées, l'aspect représenté fig. 20 (Pl. XIX); un certain nombre de sphéroplastes sont noirs; beaucoup sont décolorés et ne sont plus teintés que par l'éosine, et un très grand nombre possèdent sur le côté un ou deux grains noirs ou même une sorte de calotte. Si l'on fait diffluer une Paramœcie, et que l'on fixe par l'acide osmique le plasma et les mitochondries exudées, on voit que beaucoup se colorent un peu par la fuchsine, et que quelques-unes se colorent fortement (Pl. XIX, fig. 2). Si au lieu de colorer par la fuchsine on réduit le peroxyde d'osmium par l'acide pyrogallique on voit beaucoup de mitochondries se colorer en gris pâle et quelques unes en gris foncé; elles n'ont donc pas toutes les mêmes propriétés chimiques. On se rend encore mieux compte de cette différence lorsque les mitochondries se sont un peu gonflées au contact de l'eau. Après fixation osmique et réduction, on observe dans ces éléments (qui ont atteint plus de 2 μ de diamètre), une véritable structure que l'on peut comparer aux figures qui ont été données par **Kunstler** (Fig. XXXV). On distingue un ou plusieurs granules au milieu de la sphérule, et reliés aux parois de celle-ci par de fins tractus; la paroi des sphéroplastes semble assez épaisse; elle est teintée en gris comme les corpuscules internes; beaucoup de ces mitochondries présentent en plus de cet aspect, une sorte de calotte plus ou moins étendue, étroitement appliquée contre la sphérule, et colorée en gris très foncé. Cette calotte se colore très fortement par la fuchsine, tandis que le reste de la sphérule se teinte à peine. En examinant des séries de mitochondries normales ou gonflées, on voit nettement que, chez les Paramœcies, quelques mitochondries se recouvrent d'une sorte de gangue relativement épaisse, et inextensible. Au moment du gonflement de la sphérule, cette enveloppe se fend, s'ouvre plus ou moins, et donne ainsi l'aspect en calotte (Fig. XXXV). Il semble enfin que, dans les conditions normales, la mitochondrie se

transforme entièrement en un grain particulièrement osmiophile et colorable par la fuchsine, c'est-à-dire présentant les caractères de corps gras d'une manière beaucoup plus accentuée que les mitochondries ordinaires. Je ne sais pas quel est le sort

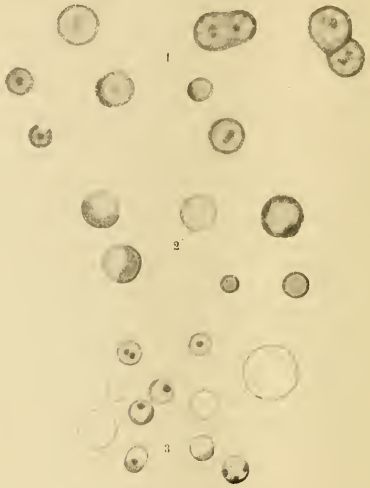


FIG. XXXV. — Mitochondries de *Paramœcium caudatum* gonflées au contact de l'eau. — I, fixées par OsO_4 et traitées par l'acide pyrogallique; II, fixées par OsO_4 et colorées par la fuchsine (chlorhydrate de rosaniline). Remarquer dans les deux cas la présence d'une couche osmiophile et fuchsinophile qui prend la forme d'une calotte après le gonflement; III, provenant d'une Paramœcie ayant séjourné dans le saccharate de fer; traitées par le sulfure d'ammonium; on voit des granulations noires (sulfure de fer?)

de grains semblables; peut-être sont-ils utilisés comme réserve. En tous les cas, il semble que l'on puisse observer chez *Paramœcium*, la transformation d'un élément constitutif de la cellule, la mitochondrie, en un élément deutoplasmique, le grain fuchsinophile. Le nombre de ces grains m'a semblé plus grand chez des Infusoires placés dans une très faible solution

de pilocarpine que chez les témoins placés dans une infusion ordinaire.

IX. — Résumé.

Je crois pouvoir résumer les faits contenus dans la première partie de cette étude, en disant que, chez les Protozoaires, les mitochondries sont des éléments morphologiques constants,

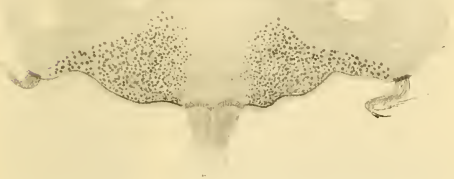


Fig. XXXVI. — *Campanella umbellaria*. Coupe dans la région basale d'un individu venant de quitter son pédicule; on voit la « scopula », bordure en brosse cilifórme avec plateau strié et filaments intracytoplasmiques, et la frange locomotrice; un grand nombre de granulations safranophiles temporaires se trouvent massées autour du tonomitème (stade précédant la sécrétion du pédicule). *Les mitochondries ne sont pas colorées.*

appartenant à l'architecture de la cellule. Mais ces éléments, dont l'évolution présente un certain parallélisme avec celle de l'appareil nucléaire, n'ont aucun rapport direct avec celui-ci.

Les mitochondries sont vraisemblablement des éléments actifs au point de vue physiologique; elles peuvent se transformer en grains deutoplasmiques; il semple possible, d'autre part, qu'elles puissent fixer certains corps tels que les sels de fer. Mais les expériences que j'ai pu faire à cet égard ne sont pas suffisamment démonstratives (Fig. XXXV-3). Les mitochondries sont d'autre part tout à fait distinctes et indépendantes de certaines granulations cytoplasmiques dont je dirai seulement quelques mots.

J'ai observé chez quelques Protozoaires des granulations temporaires comparables aux grains de ségrégation des cellules glandulaires : chez un Thécamœbien, le *Cochliopodium pellucidum*, j'ai trouvé des granules fuchsinophiles qui se forment à la surface du noyau, et dont le nombre augmente sous l'action de la pilocarpine; je les ai considérés, sans raison suffisante d'ailleurs, comme des grains de proferments. Je n'ai pu déceler aucun rapport entre ces grains et les mitochondries ou sphéroplastes. Chez les Vorticellides, j'ai pu voir que, lorsqu'un individu a quitté son pédicule et nage librement avant d'en reconstituer un autre, on constate la présence de

Fig. XXXVII. — *Opercularia notonectæ*, stade précédant la sécrétion du pédicule. Granulations sidérophiles temporaires. On voit la bordure en brosse de la scopula.

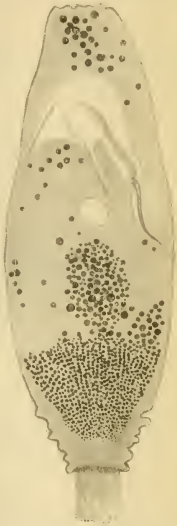


Fig. XXXVIII. — *Opercularia notonectæ*. Granulations lécithiques abondantes élaborées dans la région basilaire (fixation par le peroxyde d'osmium).

granulations très fines, de dimensions variables d'ailleurs, dans une région bien délimitée de la partie inférieure du corps de l'Infusoire située immédiatement au-dessus de l'origine du pédicule (Fig. XXXVI et XXXVII); cette région cytoplasmique est assez différenciée, renferme des fibres élastiques particulières (*tonomitome*), et ne contient pas de mitochondries; les granulations temporaires, qui apparaissent ainsi avant un phénomène de

sécrétion, sont fortement colorables par l'hématoxyline ferrique et la safranine, ainsi que le bleu d'aniline (méthode de Mallory) après les fixations au sublimé ou bien au liquide de Bouin. En les signalant chez l'*Opercularia notonectæ* (1908) je les ai comparées à l'ergastoplasma, à cause de leur caractère temporaire et de leur rôle probable dans la sécrétion. Je me contenterai aujourd'hui de les considérer comme une formation tout à fait distincte et indépendante de l'appareil mitochondrial. Chez ces mêmes *Opercularia*, la région inférieure du corps est au printemps le siège d'une abondante formation de substances grasses, qui apparaissent sous forme de granules colorables en brun par l'acide osmique, et en jaune par l'orange G après fixation chromique; ces granules sont insolubles dans l'acétone, solubles dans l'alcool-éther, très colorables par la méthode de Gram; ils présentent tous les caractères de l'ovolécithine. Ces granules apparaissent entre les filaments élastiques du tonomitome, ce qui leur donne un aspect sérié rappelant un peu les bâtonnets de Heidenhain. Mais ils se dispersent bientôt dans tout le cytoplasma, tout en devenant plus volumineux; pas plus que les grains de sécrétions, ceux-ci ne présentent de rapport avec les mitochondries, qui ne se trouvent d'ailleurs qu'en très petit nombre dans ce tonomitome (Fig. XXXVIII), (Fauré-Fremiet, 1910).

II

LES MITOCHONDRIES DES CELLULES SEXUELLES

HISTORIQUE

I. — La Structure du protoplasma.

Les principales recherches sur la structure du protoplasma en général ont été résumées dans la première partie de ce travail. Il est donc inutile d'y revenir, d'autant plus que ces recherches et les théories qu'elles ont suscitées sont très connues aujourd'hui. Le lecteur en trouvera d'ailleurs l'exposé le plus complet et la discussion dans l'ouvrage fondamental de Flemming (1887),

et dans ses belles revues sur la Morphologie cellulaire (1894-96-98), et plus récemment, dans les grands ouvrages sur la cellule de **Hertwig** (1892 et 1903), **Henneguy** (1896), **Heidenhain** (1907), etc.

Je rappelerai seulement que les innombrables travaux dans lesquels on trouve des détails sur la structure du protoplasma chez telle ou telle espèce cellulaire, (et sans compter par conséquent ceux qui sont consacrés aux spéculations) rattachent toujours cette structure à l'un des types connus : structure réticulaire de **Heitzmann** et de **Hanstein**, structure lamellaire de **Crato**, structure alvéolaire de **Bütschli**, structure filaire de **Flemming**, et structure sphérulaire de **Kunstler** ou granulaire de **Arndt** et surtout d'**Altmann**. On a vu plus haut comment **Henneguy** juge ces diverses interprétations, et comment, surtout après le livre de **Fischer** (1899), l'étude de cette structure protoplasmique est entrée dans une voie plus scientifique. En 1895, **Klemm** avait déjà montré que « le protoplasma n'est pas une masse de structure nette et invariable, et que les aspects réticulés, fibrillaires, alvéolaires, etc., ne sont que les *états* d'un même plasma. Il avait d'ailleurs étudié l'action de divers agents physiques et chimiques sur le protoplasma de quelque cellules végétales, et les résultats qu'il obtint sont indentiques à ceux obtenus par **Degen** chez le *Glaucoma*. Les acides donnent une structure granuleuse, l'eau oxygénée produit des fibrilles, les alcalis déterminent une vacuolisation.

De là à considérer le cytoplasma comme une substance homogène, fluide, de nature colloïdale, il n'y a qu'un pas. Les nombreuses recherches effectuées sur les globules sanguins avaient déjà conduit bien des auteurs : **Knoll**, **Druebin**, **Henneguy**, à admettre une structure homogène ou plutôt une absence de structure dans le plasma de ces éléments. Les recherches plus récentes d'**Albrecht**, de **Mann**, de **Schneider**, de **Gaidukow** se sont appliquées non seulement à des Protozoaires mais encore à des cellules de Métazoaires ou de Métaphytes, et ce sont tous les prots plasmas que l'on peut considérer avec **Maier** et **Schæffer** comme des colloïdes appartenant par leur structure à la catégorie des gels. **Nicolas** (1892) étudiant le cytoplasma des cellules des

glandes parotides avait déjà constaté que « le plasma est une substance homogène »; des cavités sont creusées dans cette substance et renferment des grains, qui ne sont pas sans rapport avec les grains d'**Altmann**. Nous arrivons ainsi à la structure granulaire du protoplasma, conception qui repose sur des faits et qui s'accorde très bien avec les idées actuelles sur la nature colloïde du protoplasma. Les théories granulaires ont été examinées et discutées à propos des Protozoaires, chez lesquels nous avons constaté l'existence générale des sphérules de **Kunstler** ou mitochondries. Avant de commencer l'étude de ces éléments chez les Métazoaires, nous devons dire un mot des recherches d'**Altmann** sur les « bioblastes[1]. »

Si l'on met à part dans l'œuvre d'**Altmann** sa *théorie* des bioblastes, considérés comme organismes élémentaires comparables aux microbes et qui par leur association ont formé la cellule, conception très curieuse et très intéressante, voisine de celles d'**Arndt**, de **Béchamp**, de **Martin**, de **Münden** et même de **Kunstler** et sur laquelle nous ne pouvons pas nous étendre, on voit que ce savant chercheur a constaté l'existence dans un très grand nombre de cellules de granules réguliers, très petits, pouvant être isolés ou réunis en chaînettes, capables de se multiplier et jouant un rôle très important dans les processus d'élaboration, car ils sont l'origine des granulations graisseuses ou des grains de sécrétion, soit qu'ils se transforment directement, soit qu'ils servent de support à ces substances. Malheureusement, **Altmann** a confondu dans un grand nombre de cas des grains de sécrétion ou de ségrégation, c'est-à-dire des éléments deutoplasmiques destinés à être expulsés ou transformés, avec des granulations spécifiques particulières, comparables aux sphérules de **Kunstler**, et appartenant à l'architecture de la cellule. Ce sont ces dernières granulations que **Benda** a réussi à colorer par une méthode spéciale, et qu'il a décrites sous le nom de mitochondries dans un grand nombre de cellules et de tissus. Ce nom de *mitochondrie* a fait fortune.

1. Nous laissons à dessein de côté toutes les recherches purement théoriques qui ont amené leurs auteurs à concevoir des particules extrêmement petites : gemmules, micelles, idioblastes, biophores, etc., qui n'ont aucun intérêt au point de vue purement objectif où nous nous sommes placé.

II. — Mitochondries.

Benda a résumé ses idées sur les mitochondries, ainsi que les résultats consignés dans ses premières publications, et ceux obtenus par d'autres auteurs, dans son grand travail de 1903 : « die Mitochondria ». Il a démontré que ces éléments ne sont pas des produits artificiels, dus à la fixation ou bien à la coloration; en effet, il est arrivé à les mettre en évidence par divers procédés; puis il a créé et perfectionné une méthode spéciale qui permet de les colorer d'une manière parfaitement élective. Les mitochondries sont des éléments constitutifs de la cellule; ils se présentent sous forme de grains isolés ou sériés, et constituent alors des filaments plus ou moins onduleux, en « forme de streptocoque » que **Benda** nomme chondriomites. L'ensemble des mitochondries filamenteuses ou chondriomites, et des mitochondries en grains isolés ou chondriosomes, contenues dans une cellule, en constitue le chondriome[1]. **Meves** a récemment ajouté à ce vocabulaire le terme chondriochonte pour désigner les filaments mitochondriaux lisses.

Benda a vu que les filaments basaux des cellules d'un grand nombre d'épithélium, dans le rein en particulier, sont des chondriomites; il en est de même du filament spiral que l'on trouve dans le segment moyen des spermatozoïdes; il a trouvé des mitochondries dans les éléments musculaires, et il a pensé qu'elles jouent un rôle dans la formation des fibrilles. Il en conclut que ces granulations peuvent jouer un rôle moteur.

Depuis les communications diverses de **Benda** et son travail d'ensemble de 1903, les mitochondries ont été bien souvent décrites; nous y reviendrons en traitant de leur rôle dans la spermatogenèse et l'ovogenèse. Mais au point de vue de leurs propriétés générales, elles ont été tout particulièrement étudiées par les histologistes de Lyon : **Renaut, Regaud, Policard, Dubreuil, Mawas.** Les travaux de **Regaud** en particulier ont placé la question des mitochondries sur un terrain physiolo-

1. Quelques auteurs ont écrit : chondromites et chondrome, ce qui crée une fâcheuse synonimie avec les tumeurs cartilagineuses.

gique et microchimique, expérimental en un mot, qui peut donner des résultats infiniment plus scientifiques et féconds que ceux obtenus jusqu'alors.

Policard (1905), **Policard et Mawas** (1906), **Renaut et Dubreuil** (1907) ont vérifié dans le rein des Vertébrés la présence des mitochondries telles que les avait décrites **Benda**, c'est-à-dire formant les bâtonnets de **Heidenhain**. **Policard** (1908), dans son beau travail sur le tube urinaire des Mammifères, a repris et résumé tout ce que l'on sait sur ces éléments dans le rein de ces derniers animaux.

En ce qui concerne les Batraciens, **Policard** (1905) a retrouvé chez *Rana viridis* et *Bufo vulgaris* tous les détails signalés par **Benda** (1903) chez *Bombinator*. Mais il critique l'hypothèse du rôle moteur et pense, dit-il, « comme **Bouin** l'a récemment démontré pour les organes génitaux, que les mitochondries de **Benda** doivent rentrer dans le grand groupe des formations ergastoplasmiques ». **Renaut et Dubreuil** trouvent que chez le Cobaye « l'épithélium de tous les segments consécutifs entre eux, de la voie urinaire intrarénale, du col du glomérule au revêtement du bassinet compris, est muni d'un dispositif filaire absolument continu : bâtonnets ou chondriomites de disposition et d'aspect variable avec chaque segment. » En 1908, **Regaud** a étudié les formations mitochondriales du rein de la Couleuvre et de la Grenouille verte et celles des glandes de la région peptique de l'estomac du Chien à l'aide d'une nouvelle méthode à l'hématoxyline qu'il a longuement étudiée, et dont il a obtenu de magnifiques résultats. Ceux-ci ont été le point de départ d'une série de recherches très intéressantes, sur la nature et le rôle des mitochondries.

Dans une note sur les caractères histologiques des enclaves lipoïdes (1908), **Regaud** a montré qu'un grand nombre de ces substances (nous ne discuterons pas la valeur du terme lipoïde qui chimiquement est à peu près nulle) ne réduisent pas l'acide osmique et peuvent être colorées par l'hématoxyline ferrique après fixation ou mordançage par l'acide chromique ou le bichromate de potasse, cette « chromisation », comme dit **Regaud**, ayant pour résultat de rendre ces corps lipoïdes insolubles dans l'alcool. D'autre part (1909), il a montré que sa

méthode colore la méyline des fibres nerveuses, et que, « la graisse ordinaire (éthers d'acide gras et de la glycérine) des cellules adipeuses normales du tissu conjonctif n'est, au contraire de la myéline (graisse phosphorée), ni insolubilisée, ni colorée par le procédé ». Ces faits éclairent singulièrement les résultats obtenus par **Regaud** dans ses études sur les mitochondries des cellules spermatiques et de l'épithélium séminal chez le Rat, qu'il a fait connaître dans une série de notes publiées à la Société de Biologie en 1908.

Une des plus importantes conclusions est celle-ci : « 1° La fixation du testicule du Rat par le picro-formol (sans acide acétique) ne conserve colorables que quelques mitochondries, et seulement dans le syncytium nourricier; et 2° la chromisation des pièces ainsi fixées, *mais non encore passées dans l'alcool*, permet au contraire de colorer toutes les mitochondries. Or, si entre la fixation et la chromisation on traite les pièces par l'alcool éthylique, il devient *impossible* de colorer ensuite dans les coupes les formations mitochondriales (sauf — et avec peine — le filament spiral) ». **Regaud** admet en conséquence que la substance caractéristique des mitochondries est soluble dans l'alcool, mais que cette solubilité est détruite par la chromisation préalable. Qu'est-ce que cette substance? **Regaud** admet que « les mitochondries sont constituées par un support protoplasmique de forme variable, combiné à une substance caractéristique possédant des réactions chimiques spéciales », opinion que j'avais déjà formulée (1908) à propos des mitochondries de l'œuf de *Julus*. Il sera peut-être possible, conclut **Regaud**, de ranger les « substances mitochondriales » dans le groupe des lipoïdes ou des lipoprotéides, solubles dans l'alcool. Les mitochondries seraient ainsi des corps lipoïdes, non point enclavés dans le protoplasma et partiellement étrangers à lui, mais fixés à lui-même et faisant partie de la matière vivante. »

Cette idée de la nature lipoïde ou plutôt demi-lipoïde de la mitochondrie, que j'avais émise en 1908 à propos des mitochondries des Protozoaires, a été développée par **Mawas** en ce qui concerne les mitochondries des cellules de la rétine ciliaire, et par **Nageotte** (1909) pour les mitochondries qu'il a pu déceler

dans la cellule nerveuse. **Nageotte** a montré, en effet, que ces dernières mitochondries sont extrêmement sensibles à l'action de l'alcool avant la chromisation; elles sont d'ailleurs fort difficiles à mettre en évidence et sont souvent altérées.

Tels sont les faits récemment acquis quant à la nature des mitochondries; nous devons encore, avant de passer à leur étude plus spéciale, examiner les points qui ont été l'objet de critiques et de discussions; c'est-à-dire : la nature morphologique des mitochondries; leur nature chimique; leur rôle physiologique.

Benda (1903) a comparé ses *mitochondries* à certaines formations *ergastoplasmiques* décrites par **Garnier**, **Bouin** et **Prenant**. Telle est (1905) l'opinion de **Policard** qui assimile, comme on l'a vu plus haut, les mitochondries des canalicules du rein à l'ergastoplasma : « Dans le rein, dit-il, ces formations mitochondriales ont le chimisme (coloration par la laque ferrique), la structure filamenteuse (bâtonnets du 4e segment), les variations sécrétoires (chondriomites du 2e segment) de ce que l'on appelle aujourd'hui l'ergastoplasma. »

Telle est en effet l'opinion de **P. Bouin** (1903), qui termine son mémoire sur l'ergastoplasma et les mitochondries par ces mots : « Nous pensons que les différenciations cytoplasmiques décrites dans les cellules sexuelles femelles et mâles, sous les noms de pseudochromosomes, capsules centrales, spicules, chondriomites, mitochondries, filaments ergastoplasmiques, sont des formations homologues. Nous croyons également que les bâtonnets du Nebenkern, les anses archo- et archiplasmiques, les filaments kinoplasmiques, se rattachent aux précédentes et représentent une de leurs formes évolutives. » Peut-être cette généralisation est-elle un peu vaste; il n'en est pas moins vrai, comme nous le verrons plus loin, qu'elle est justifiée par les faits dans un très grand nombre de cas. **Heidenhain** (1900) essaie également de relier ces diverses formations, et il fait une intéressante classification des différenciations cellulaires et cytoplasmiques. **Meves** compare souvent, lui aussi, dans ses nombreuses publications, les mitochondries et l'ergastoplasma. Tel n'est pourtant pas l'avis de **Regaud** qui se prononce catégoriquement (1908) en disant : « Les mitochon-

dries ne sont pas de l'ergastoplasme ». Il se base uniquement sur certains faits de colorabilité, sur l'aspect morphologique, et sur la trop grande compréhension du terme d'ergastoplasma, ou plasma supérieur, qui englobe en effet les filaments du fuseau, l'idiozome etc., etc. Avec **Mawas**, **Regaud** reprend cette question de l'ergastoplasma et des mitochondries, à propos des glandes salivaires des Mammifères en général (Ane, Chien, Chat) et de la sous-maxillaire de l'Homme (1909). Ces auteurs cherchent à démontrer que ces deux sortes de formations sont absolument distinctes, non seulement par des arguments concernant leur forme et leur réaction, mais encore par un argument définitif : la coexistence, dans un même élément, la cellule séro-zymogène des acini de la glande sous-maxillaire de l'Homme, des mitochondries et d'ergastoplasma. Ils homologuent au contraire les mitochondries aux granula d'**Altmann**, les filaments ou chondriomites représentant les « filaments végétatifs » de cet auteur; **Metzner** (1894) a coloré en effet par la méthode d'**Altmann** des éléments qui sont de toute évidence des mitochondries. **Champy** (1909) montre, au contraire, que dans les cellules des tubes contournés du rein, chez le *Bombinator*, les images données par les méthodes de **Benda**, d'**Altmann** et de **Heidenhain** sont absolument superposables; mais il explique la distinction faite par **Regaud** et **Mawas**, en considérant que la méthode de **Benda** peut ne colorer qu'incomplètement quelques mitochondries, surtout si la décoloration a été poussée trop loin, et pense que ce sont ces éléments qui ont été pris par **Regaud** pour l'ergastoplasma; **Champy** conclut que « l'ergastoplasma proprement dit n'est qu'un état filamenteux des mitochondries, comme le pensait **P. Bouin** ».

La nature chimique des mitochondries a donné lieu également à quelque discussion. **Regaud** et moi-même avons pensé que les mitochondries sont constituées par un granule protoplasmique, recouvert ou imprégné par une substance grasse. **Champy** (1909) insiste sur ce fait que, au cours de la dégénérescence des spermatogonies chez les Anoures, la graisse peut bien apparaître sur le corps mitochondrial, mais que la substance même de la mitochondrie n'est pas de nature

graisseuse, et que l'on ne peut pas définir les mitochondries par la présence d'une substance lipoïde. D'autre part, **Regaud**, en comparant la colorabilité des mitochondries et celle de la myéline, a bien indiqué que, vraisemblablement, les corps lipoïdes caractéristiques des mitochondries appartiennent à la catégorie des graisses phosphorées. C'est également l'opinion que l'on peut se former d'après les recherches de **Russo** (1906) qui, par des injections intrapéritonéales de lécithine ou d'acide glycérophosphorique à des Lapines, voit augmenter la proportion des mitochondries dans les œufs et dans les cellules folliculaires. C'est également dans ce sens que j'ai répondu à la communication de **Regaud** (congrès des Anatomistes, Nancy, 1909), d'après les recherches encore inachevées, que je poursuivais alors avec **A. Mayer et Schaeffer**. Mais nous avons vu depuis (1909) qu'il était dangereux d'être trop affirmatif à cet égard, et que c'était du côté des acides gras et de leurs combinaisons d'adsorptions avec l'albumine, que nous devions plutôt chercher la raison de la colorabilité des mitochondries (**Fauré-Fremiet**, 1909).

Il nous reste à examiner brièvement quelques-unes des opinions qui ont été émises sur le rôle physiologique des mitochondries.

Benda a pensé que ce rôle pouvait être moteur et il a montré que la fibrille musculaire se constituait aux dépens des mitochondries du sarcoplasma. Cette opinion a été critiquée par **Policard** (1905) et par **Regaud** (1908)[1] à propos des cellules rénales, et par **Regaud** à propos des fibres musculaires striées; celui-ci a montré en effet que les disques sombres de ces fibrilles n'ont pas les réactions caractéristiques des mitochondries, et que les mitochondries véritables, se trouvant dans le sarcoplasma, sont par conséquent intercolumnaires, et « correspondent aux grains interstitiels de **Kölliker** (1857), aux sarcosomes de **Retzius** (1890), aux corpuscules décrits par **Arnold** (1898) et considérés par lui comme une variété des plasmosomes, aux grains sarcoplasmiques de **Holmgren**

1. **Godlewski** pense que les fibrilles musculaires se forment par la sériation et l'union de mitochondries cytoplasmiques (1901). **Marceau** (1903) a montré qu'il se forme d'abord dans les fibrilles du muscle cardiaque un filament éosinophile, dans lequel se différencient peu à peu des granulations basophiles.

(1907), etc. Cette question des rapports des mitochondries avec les éléments de la fibrille musculaire vient d'autre part d'être reprise par un élève de **Holmgren**, **Thulin** (1909), qui accorde, comme **Regaud**, aux mitochondries de la fibre musculaire un rôle essentiellement trophique.

Meves (1908) a critiqué également l'idée d'une fonction motrice dévolue aux mitochondries. Il a montré que ces éléments se transmettent de cellule à cellule, et il a pu les suivre pendant tout le développement embryonnaire chez le Poulet. Il conclut de ses recherches que les mitochondries peuvent être détentrices des caractères héréditaires aussi bien que les éléments nucléaires, et il leur assigne une place importante dans les phénomènes de l'hérédité[1]. **Bluntschli** (1904) avait déjà considéré les mitochondries de l'œuf des Tuniciers comme une chromatine cytoplasmique, une plasmochromatine, correspondant à la chromatine nucléaire ou karyochromatine, et **Prenant**, encore avant lui (1898-9), avait comparé les formations ergastoplasmiques, éléments figurés du cytoplasma, aux chromosomes chromatiques, éléments figurés du noyau. C'est cette idée que **Champy** (1909) a exprimée récemment avec plus de précision en disant : « Les mitochondries sont au cytoplasma ce que les chromioles sont au noyau » et que **Giglio-Tos** et **Granata** ont soutenu en même temps (1909). Nous avons vu effectivement, en ce qui concerne les Infusoires, que les mitochondries de ces organismes se comportent un peu comme des chromosomes et, chez les Métazoaires, on peut faire la même remarque en voyant dans quelques cas les filaments mitochondriaux groupés autour du fuseau pendant la cytodiérèse. Mais je ne me suis jamais dissimulé ce que ces comparaisons, si brillantes soient-elles, ont de dangereux. On est trop porté à croire qu'une phrase faisant image représente une réalité; et si dans le cas actuel le seul fait de la colorabilité suffit à caractériser une chromatine cytoplasmique, rien de plus simple que d'échafauder une vaste théorie sur les rapports de la chromatine nucléaire avec la chromatine cytoplasmique, sur la dualité de la chromatine, sur l'existence d'une idio- et d'une tropho-chromatine, et

1. J'ai critiqué ce point de vue dans une note récente (1910, *b*.)

de transformer tout cela en chromidies universelles qui sont à la fois chromatine, ergastoplasma, kinoplasma, mitochondries, centrosomes, sphères, fuseau, radiations, pseudochromosomes, sans compter ce qui n'est pas encore décrit; et ce sont souvent des préparations mal fixées ou mal colorées comme certaines figures des mémoires de **Popoff** et de **Wassilieff** semblent le montrer, qui servent de base à ces vastes conceptions. Ces auteurs, en effet, ont figuré pendant la spermatogenèse et l'ovogenèse d'*Hélix*, d'*Arion* et de *Blatta germanica*, les mitochondries, qu'ils nomment chromidies, en rapport avec la membrane nucléaire; et ils pensent qu'elles proviennent directement d'une expulsion de trophochromatine, mais leurs figures sont moins que démonstratives. Dans un autre ordre d'idée, **Koltzoff** (1905) pense que les mitochondries peuvent constituer un cytosquelette; et **Meves** (1904) décrit l'anneau périphérique des globules rouges de la Salamandre comme une formation mitochondriale. Les hypothèses que l'on peut faire sur le rôle physiologique des mitochondries sont plus intéressantes que celles-ci, d'abord parce que les mitochondries semblent effectivement constituer un des éléments actifs de la cellule, et ensuite parce que l'expérimentation peut intervenir pour les infirmer, les affirmer, ou les développer.

Regaud, se fondant sur la nature lipoïde des mitochondries, vient d'établir dans ses grandes lignes une théorie concernant le rôle physiologique de ces éléments. Dans le segment à cuticule striée du tube urinaire chez la Lamproie, la Grenouille, la Salamandre et la Couleuvre, **Regaud** a observé un « balancement » entre l'état de développement des mitochondries et celui des grains de ségrégation. « Le maximum du développement des formations mitochondriales est atteint au début de la phase de mise en charge de la cellule; son minimum coïncide avec l'excrétion exocellulaire. » Il semble donc logique d'admettre une participation directe ou indirecte des mitochondries dans la formation des grains de ségrégation. **Regaud** pense que les mitochondries, qu'il nomme avec **Renaut** (1909) « éclectosomes », sont capables de faire un *choix* parmi les différentes substances qui pénètrent le plasma de la cellule, de

fixer ces substances, puis de les remettre en liberté sous une forme quelconque au moment de l'excrétion. C'est bien là en effet une des plus importantes fonctions de la cellule, et qui peut vraisemblablement être effectuée par des granules particuliers.

Cette théorie d'ailleurs, comme le dit **Regaud**, n'est pas nouvelle. **Arnold** fait jouer aux plasmosomes, qui sont le plus souvent des mitochondries, un rôle identique, et **Schmidt** (1891) pensait que le carmin éliminé par le rein se fixe sur les granules d'**Altmann** *parce qu'il est soluble dans leur substance.*

Malheureusement, cette théorie est difficile à vérifier. De plus, les recherches d'**Overton**, sur lesquelles elles se fondent en partie ne suffisent pas à l'expliquer. On sait que la théorie d'**Overton** repose sur la notion du coefficient de partage; on conçoit donc qu'une substance A présente dans la cellule, et moins soluble dans le plasma que dans les lipoïdes de la mitochondrie, soit absorbée en grande partie par ce dernier élément; mais le phénomène inverse, c'est-à-dire la libération de la substance A, sera bien plus difficile à comprendre. Les phénomènes d'ailleurs pourraient être tout différents et, comme le disent **Mayer** et **Schæffer** (1909), « nos connaissances actuelles sur l'adsorption spécifique et réversible » sont encore trop peu avancées pour pouvoir établir solidement une théorie aussi importante quant à la biologie cellulaire.

On a vu que les mitochondries, sous leurs différentes formes granulaires ou filamenteuses, ont été décrites dans des tissus très divers : épithélium rénal, cellules glandulaires, cellules musculaires, cellules sexuelles. Nous devons y ajouter le tissu conjonctif avec les Mastzellen, et il n'est pas jusqu'aux végétaux chez lesquels **M. et P. Bouin** (1898), **Meves** (1904), **Smirnow** (1906), et plus anciennement **Guignard** (1899), **Mottier** (1897) n'aient signalé des formations ergastoplasmiques et mitochondriales. Nous devrions donc, pour avoir une vue d'ensemble complète sur ces éléments, examiner toutes les recherches qui ont été faites sur ces tissus divers et chez les organismes les plus différents. Il serait impossible de faire une semblable étude sans aborder le problème de la sécrétion et

de l'élaboration intracellulaire; c'est une question énorme qui viendrait se surajouter à celle des mitochondries proprement dites. Chez les Protozoaires, nous avons effleuré cette question, en montrant que les mitochondries pouvaient se transformer dans certains cas en éléments deutoplasmiques; mais ce que nous savons à ce sujet est extrêmement peu de chose. Chez les Protozaires, d'ailleurs, les mitochondries, éléments incontestablement actifs, frappent surtout par leur rôle anatomique et morphologique. C'est à ce point de vue, et au point de vue de leur constitution propre que nous les avons étudiées chez ces êtres. Or, les cellules sexuelles des Métozoaires présentent justement des conditions analogues; les mitochondries de ces éléments frappent surtout par leur rôle morphologique, et leur nature intime est facile à étudier. Si l'on ajoute que les Protozoaires sont tous en quelque sorte des cellules germinatives, on voit que leur étude, avec celle des cellules sexuelles, constitue un ensemble homogène.

J'espère d'ailleurs, dans un autre mémoire examiner les mitochondries des éléments glandulaires et des autres tissus.

Dans les cellules de la lignée sexuelle, les mitochondries subissent des transformations ou prennent part aux diverses transformations de la cellule, depuis les gonies jusqu'aux cytes mûrs. Quelle est la nature de ces mitochondries? sont-elles comparables à celles des Protozaires? quelle est la nature de leurs transformations? telles sont les principales questions que nous aurons à examiner.

LES MITOCHONDRIES DES CELLULES SEXUELLES

I. — Propriétés générales. Microchimie.

Les mitochondries des cellules sexuelles se voient très facilement *in vivo* en employant un bon objectif et en examinant des cellules isolées par dissociation soit dans le sérum de l'animal, soit dans un liquide physiologique quelconque : liquide de

Ringer, NaCl en concentration variable, ou mieux encore, pour les Insectes et beaucoup d'Invertébrés tout au moins, le liquide de Pictet au chlorure de manganèse de 3 à 1,5 p. 100. Les mitochondries des cellules sexuelles présentent le même aspect légèrement réfringent que celles des Infusoires, le même aspect grisâtre, tranchant nettement sur le fond homogène du cytoplasma. Elles sont ordinairement un peu plus petites, étant le plus souvent d'un diamètre inférieur à 1 μ; mais elles peuvent s'agréger en longs filaments d'abord granuleux, ensuite parfaitement lisses, lesquels se placent en général autour de la figure karyokinétique et se partagent entre les cellules filles comme des chromosomes cytoplasmiques. Elles peuvent enfin se transformer en filaments ou en bâtonnets particuliers, sortes de pseudochromosomes, et contribuer ainsi en tout ou en partie à la formation de figures spéciales, filament spiral du spermatozoïde, Nebenkern, Dotterkern, etc. Examinées à l'ultramicroscope, les mitochondries des cellules sexuelles présentent l'aspect très légèrement lumineux des mitochondries des Protozoaires.

Les mitochondries peuvent être colorées *in vivo*. **La Valette Saint-George**, qui a décrit ces éléments dès 1867 sous le nom de cytomicrosomes, les colorait par le violet dahlia ; **Pictet** (1891) ajouta le violet dahlia à son sérum au chlorure de manganèse; **Henneguy** a très bien coloré *in vivo* avec ce liquide les mitochondries des cellules séminales des Insectes et les pseudochromosomes des spermatocytes de l'*Helix*. **Prenant** (1888) avait employé le même colorant pour étudier le même objet. **Bolles Lee** (1896) chez *Helix* et *Arion* colore également *in vivo* les pseudochromosomes par le violet dahlia, le violet de gentiane et le bleu de méthylène; j'ai essayé les divers colorants vitaux, et j'ai toujours obtenu de très bons résultats avec le violet dahlia, le violet de gentiane et le brun Bismarck qui colore très légèrement il est vrai, mais suffisamment pour préciser bien des détails. Au contraire le bleu de méthylène m'a donné des résultats inconstants, et je n'ai jamais obtenu la coloration des mitochondries ou de leurs dérivés avec le bleu de crésyl brillant, le bleu de Nil ou le rouge neutre.

Après fixation, si l'on n'emploie pas de méthode spéciale, les

mitochondries et leurs dérivés se colorent en général comme le cytoplasma; et comme le granulum ou le réticulum déterminés par la précipitation de ce cytoplasma est souvent aussi gros que les mitochondries, on conçoit que dans bien des cas elles soient impossibles à distinguer. Souvent, pourtant, ces formations retiennent l'hématoxyline ferrique. Elles ont aussi une certaine affinité pour l'éosine.

Prenant (1884) a montré l'affinité des cytomicrosomes et des pseudochromosomes pour le peroxyde d'osmium; après un court séjour des pièces dans les liquides osmiés, dans certaines circonstances dont il « ignore les conditions », **Prenant** voit en effet les Nebenkern des Gastéropodes pulmonés se colorer en gris plus ou moins foncé et même en noir. **Bolles Lee** (1896) a coloré ce même Neberken en gris ou même en noir par sa méthode à l'osmium réduit : fixation au liquide osmié de Flemming ou de Hermann, et réduction par l'acide pyrogallique. Cette méthode, qui m'a toujours donné les meilleurs résultats chez les Protozoaires comme chez les Métazoaires est en quelque sorte le prototype de la méthode préconisée par **Sjövall** en 1906. Seulement, celui-ci fixe les pièces par le formol, qui est un réducteur, et fait agir *ensuite* le peroxyde d'osmium; la fixation est souvent détestable, et les résultats, s'ils sont quelquefois fort réussis, sont très souvent manqués. Il semble donc que, dans les conditions ordinaires, les mitochondries et leurs dérivés soient incapables de *réduire* le peroxyde d'osmium, mais qu'ils absorbent celui-ci d'une manière toute particulière, puisque, lorsqu'on le réduit, ces formations paraissent beaucoup plus colorées que le plasma environnant. Comme les mitochondries des Protozoaires, celles des cellules sexuelles ont aussi une affinité remarquable pour le chrome (**Regaud, Benda**), pour le platine (**Regaud**); pour le fer et l'urane (observations personnelles). C'est dans cette propriété générale que gît le secret de la coloration élective des mitochondries. La méthode de **Benda** comme celle de **Benda-Meves** (**Duesberg**, 1907), qui n'en diffère que par de petits détails, paraissent mystérieuses au premier abord, à cause de leur complication; mais cette méthode comme celle d'**Altmann**, comme la mienne au violet de gentiane se ramènent toujours

à ce schéma très simple : imprégnation des mitochondries par l'un des métaux sus-cités, mordançage et coloration. L'action de ces méthodes est pourtant un peu plus complexe, et nous montrons, Maier, Schæffer et moi, qu'il y a en réalité deux méthodes de fixations propres à mettre en évidence les mitochondries : 1° précipitation par un sel de métal lourd, qui une fois réduit donne un complexe insoluble, et 2° oxydation des corps gras de la mitochondrie, soit par les peroxydes d'osmium ou de chrome, soit par les persels.

J'ai employé pour l'étude des mitochondries des cellules sexuelles les mêmes méthodes que pour celles des Protozoaires; j'ai indiqué celles-ci plus haut et je n'y reviendrai pas. La méthode de Regaud m'a souvent donné de bons résultats. J'ai souvent employé l'hématoxyline ferrique de la manière suivante qui m'a donné d'assez bonnes figures pour les oocytes et le corps vitellin : fixation par le liquide Zencker pendant plusieurs jours; coloration par l'hématoxyline de Benda après mordançage au « liquor-ferri-sulfurici-oxydati » ; différenciation à l'alcool chlorhydrique; coloration à l'orange G formolé puis à l'éosine. Si la différenciation a été suffisamment poussée, les mitochondries sont tout à fait décolorées et prennent l'orange (Eismond, 1898, a noté cette affinité pour l'orange); le cytoplasma au contraire est coloré en gris rose, et la chromatine en noir.

J'ai également employé, afin de faire l'étude michrochimique de ces éléments, les quatre procédés de fixation A, B, C et D que j'ai décrits p. 504 à propos des Protozoaires. Les résultats obtenus sont presque identiques. Voici en effet les conclusions auxquelles je suis arrivé en étudiant le corps mitonchondrial des spermatocytes chez *Pyrrhocoris apterus*, conclusions qui s'étendent à plusieurs autres Insectes ainsi qu'à l'Arion et à l'Escargot.

1° Les mitochondries absorbent le peroxyde d'osmium sans le réduire; mais, si après lavage on traite par un réducteur tel que l'acide pyrogallique, elles se colorent en gris foncé, tandis que le cytoplasma et surtout le noyau restent clairs et très colorables par l'aurantia. On obtient ainsi des figures semblables à celles données d'une manière inconstante par la méthode de

Sjövall. La même réaction est obtenue, plus faiblement, avec le fer, le platine, l'urane, le molybdène (Pl. XX, fig. 12, 27 et 28).

2° En traitant de même des mitochondries préalablement fixées par l'acétone ou l'alcool au sublimé et lavées à l'étuve dans l'acétone et l'alcool absolu, l'éther ou le chloroforme, on n'obtient plus l'imprégnation par les métaux sus-cités.

3° Les mitochondries sont colorables par les méthodes de Benda, d'Altmann, de Regaud. Après fixation à l'osmium, au fer, au platine, à l'urane ou au molybdène, et réduction par l'acide pyrogallique, on peut les colorer par le violet de gentiane après un mordançage au permanganate de potasse.

4° Après fixation par l'acétone ou l'alcool et lavage à l'acétone, l'alcool, le chloroforme, etc., les mitochondries des Insectes et des Gastéropodes ne sont plus colorables par les méthodes précédentes, ou extrêmement peu. Elles restent fortement colorables par la fuschine acide et l'éosine; les spermatides du *Pyrrhocoris*, p. ex., traitées comme il vient d'être dit et colorée par la méthode de Mallory, montrent le corps mitochondrial rouge vif, l'idiosome bleu, le noyau jaune, et le plasma neutre (Pl. XX, fig. 13 et 14).

5° Après les fixations osmiques, chromo-osmiques ou chromiques, comme après fixation à l'osmium, au fer, platine, etc., réduits, les mitochondries ne sont plus colorables *sans mordançage* que par la fuchsine acide, l'orange G et l'éosine.

Ces résultats sont tout à fait comparables à ceux obtenus par **Regaud** pour les mitochondries du testicule du Rat. On en peut dégager les conclusions suivantes :

1° Les mitochondries, considérées comme éléments morphologiques, sont *insolubles* dans *tous* les solvants des graisses. On ne peut donc admettre qu'elles soient constituées par de simples gouttelettes de nature grasse.

2° Le passage des mitochondries dans les solvants des graisses modifie considérablement leur colorabilité et empêche généralement de les colorer par les méthodes qui leur sont spéciales.

3° Comme **Mayer, Schæffer** et moi l'avons montré, les méthodes caractéristiques des mitochondries colorent les acides gras en général, et un certain nombre de corps gras plus ou moins

compliqués. Il est donc logique d'admettre avec **Regaud** que le passage dans l'alcool, l'éther, le chloroforme, l'acétone, etc., a enlevé à la mitochondrie une substance grasse qui était la cause de la colorabilité spécifique de cet élément. Cette substance ne saurait être seulement de la lécithine, puisqu'elle est soluble dans l'acétone. D'autre part, comme même après l'action énergique et de longue durée des solvants des graisses, les mitochondries gardent encore quelques propriétés de colorabilité telle que leur grande affinité pour la fuchsine, on peut admettre que la substance grasse caractéristique des mitochondries soit constituée par des acides gras en combinaison d'adsorption avec une substance albuminoïde. Les expériences que nous avons réalisées *in vitro* dans ce sens nous ont donné en effet des granulations qui présentent *toutes* les réactions des mitochondries et en particulier la persistance de certaines réactions après action des solvants des graisses.

II. — Disposition générale.

Depuis la spermatogonie ou l'oogonie jusqu'à la fin de l'évolution de la spermatide ou de la maturation de l'œuf, les mitochondries subissent des transformations partielles ou totales, morphologiques ou chimiques qui les amènent à constituer des parties spéciales du spermatozoïde ou de l'œuf : filament spiral, Nebenkern, Dotterkern ou masse vitellogène, etc.

Je distinguerai quatre types principaux dans les divers modes de transformation de l'appareil mitochondrial des cellules sexuelles.

Type I. — Les mitochondries se groupent en filaments ou en amas sans subir de modifications morphologiques profondes.

Type II. — Les mitochondries se groupent en une ou plusieurs masses en subissant des modifications morphologiques profondes, et constituent un élément morphologiquement défini (Nebenkern).

Type III. — Une partie seulement des mitochondries se transforme en un élément morphologiquement défini (Nebenkern ou Dotterkern).

Type IV. — Les mitochondries se transforment totalement ou partiellement en granulations deutoplasmiques le plus souvent de nature grasse. Il faut faire ici deux groupes distincts : le premier A pour les chondriomes diffus et le second B pour les chondriomes individualisés. J'étudierai successivement les exemples connus correspondant à chacun de ces types.

III. — Type I

Le simple groupement des mitochondries sans transformation morphologique de ces éléments, dans les cellules sexuelles mûres, a été observé dans les cellules de la lignée spermatique chez les Crustacés (*Pagurus*, *Homarus*, *Galathea*, etc.); les Annélides polychètes (*Enteroxenos*) et oligochètes (*Lumbricus*); les Batraciens (*Salamandra*) et les Mammifères (Souris, Rat).

Grobben (1878) décrit dans les spermatocytes de *Squilla mantis* une quantité de fines granulations cytoplasmiques qui, serrées les unes contre les autres, forment une sorte de calotte granuleuse appliquée contre le noyau. Cette masse s'individualise dans la spermatide, forme une sorte de sphère isolée qui doit bientôt constituer la tête du spermatozoïde, le « Samenkopf ». Ces granulations existent aussi chez *Astacus fluviatilis*, *Eupagurus Prideauxii* et *Eriphia spinifrons*; mais, chez ces trois espèces, **Grobben** ne se prononce pas clairement sur leur rôle, car il observe également dans le cytoplasma un corps réfringent qu'il nomme un Nebenkern, et qui, dit-il, constituera le Samenkopf. Les microsomes cytoplasmiques décrits par **Grobben** sont certainement des mitochondries; mais les recherches récentes ont montré que les mitochondries ne prennent pas part à la formation de la tête du Spermatozoïde. On sait que cet élément, chez les Crustacés, présente un aspect tout spécial. Le noyau, à une extrémité, forme à proprement parler la tête du spermatozoïde; immédiatement en arrière se trouve une courte région protoplasmique garnie de longs prolongements latéraux; et en arrière de celle-ci se trouve la *capsule*, de nature chitineuse, plus ou moins compliquée, percée d'un canal dans lequel se trouve le centrosome. Les mitochondries se trouvent dans la

région cytoplasmique et ses prolongements (**Koltzoff**, 1905); nous y reviendrons tout à l'heure. **Labbé** (1904) a donné un schéma plus compliqué. Chez *Homarus vulgaris*, il montre dans le spermatozoïde jeune le noyau en forme de calotte à une extrémité; au-dessous se trouve la courte région cytoplasmique dont partent les trois prolongements, et dans cette région, au-dessous de la calotte nucléaire, se trouve l'acrosome. Celui-ci est logé à l'entrée d'un long canal (vésicule acrosomienne) qui parcourt toute la longueur d'une sorte de col cylindrique situé en arrière des prolongements cytoplasmiques et se terminant à la capsule, qui est à ce moment peu développée. C'est à cette extrémité que **Labbé** figure, autour de ce col, un triple anneau mitochondrial. Il affirme en effet que ces filaments circulaires, dont il compare l'ensemble à un sphincter, se forment par la fusion des mitochondries primitivement isolées de la spermatide. Ensuite, les phénomènes se compliquent : la capsule se développe et s'étale le long du col; l'anneau mitochondrial descend progressivement, tandis que la vésicule acrosomienne se trouve soulevée, et attire à la fois l'acrosome, les prolongements protoplasmiques et le noyau, qui se trouvent bientôt invaginés au milieu de la capsule qui forme une poche dont l'ouverture est entourée par le sphincter mitochondrial. L'acrosome est constitué par une tigelle qui surmonte le centrosome, et qui proviendrait d'un Nebenkern déjà visible dans le spermatocyte sous la forme d'un gros grain ovoïde situé dans une vacuole claire, et sur l'origine duquel **Labbé** ne se prononce pas. Le processus est à peu près semblable chez *Maia squimado*, *Carcinus mœnas* et *Eupagurus Bernhardus*.

Cette description si compliquée ne semble pas correspondre à la réalité. **Koltzoff** (1904) a montré en effet que les spermatozoïdes des Crustacés sont extrêmement sensibles aux variations de tonicité du milieu, et que la moindre de ces variations entraîne des changements de forme et des aspects tout à fait anormaux, qui permettent peut-être d'expliquer quelques figures de **Labbé**. **Koltzoff** a pris les plus grandes précautions pour éviter toute cause d'erreur au cours de ses études. Il a étudié particulièrement le développement des spermatozoïdes

chez *Pagurus striatus*, *Homarus vulgaris*, *Galathea squamifera*, *Scyllarus arctus*, etc.

Chez *Pagurus*, le cytoplasma des spermatocytes de second ordre renferme, outre le centrosome, un grand nombre de gra-

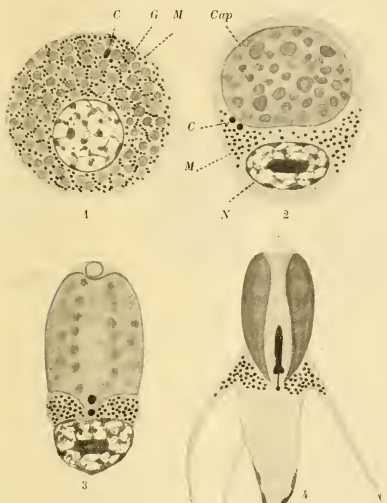


Fig. XXXIX. — Quatre stades de la formation du spermatozoïde chez *Pagurus* (d'après **Koltzoff**). — *M*, mitochondries; *N*, noyau; *C*, centrosome; *G*, globules capsulaires; *Cap*, capsule.

nulations assez volumineuses, régulières, et faiblement colorables, entre lesquelles se trouvent dispersées un très grand nombre de mitochondries (Fig. XXXIX-1). Au cours du développement de la spermatide, les boulettes faiblement colorables que **Koltzoff** nomme corpuscules capsulaires, se réunissent et se fusionnent en une masse volumineuse qui est l'ébauche de la capsule, et qui occupe excentriquement plus de la moitié de

la cellule. Le noyau légèrement aplati occupe l'extrémité opposée et les mitochondries se trouvent entre les deux, ainsi que le centrosome qui s'est dédoublé (Fig. XXXIX-2). Puis la masse protoplasmique se réduit et la spermatide est constituée par trois segments placés bout à bout : la capsule très volumineuse, une courte région cytoplasmique, et le noyau (Fig. XXXIX-3). Bientôt la capsule se creuse d'un canal dans lequel se logent les centrosomes, tandis que le noyau s'allonge et que le segment cytoplasmique pousse trois longs prolongements. C'est dans ce segment et dans ces prolongements que se trouvent les mitochondries qui n'ont pas changé d'aspect depuis les premiers stades de cette transformation (Fig. XXXIX-4).

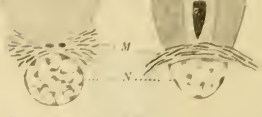


Fig. XI. — Deux stades de la formation du spermatozoïde chez *Homarus* (d'après Koltzoff). — *M*, mitochondries; *N*, noyau; *C*, capsule.

Chez *Homarus*, les faits sont semblables, mais ici les mitochondries s'allongent en bâtonnets et forment de véritables filaments (Fig. XI-1 et 2) qui pénètrent dans les prolongements cytoplasmiques.

Chez *Scyllarus arctus*, le corps mitochondrial forme aussi des filaments qui se ramifient et semblent envelopper le noyau.

Chez *Galathea* au contraire, les mitochondries restent toujours à l'état de grain dans le segment cytoplasmique et ses prolongements; mais dans la jeune spermatide elles forment une masse bien définie, un corps mitochondrial. **Koltzoff** en profite pour émettre une opinion hardie qui n'est autorisée par aucun fait; il pense que ces mitochondries ainsi réunies dans une gouttelette fluide constituent un colloïde, et plus particulièrement « un *sol* d'après la nomenclature de **Graham** »; **Koltzoff** propose de donner à cette « mitosoltropfen » la dénomination générale de « Mitochondrosol » et d'attribuer celle de « Mitochondrogel » à la masse formée par l'union et la fusion des mitochondries.

(Remarquons, en ce cas, que, si l'on pouvait soutenir que les mitochondries sont des granules colloïdaux, le mitochondrogel serait en réalité un mitochondrosol *précipité*.)

Quel rôle jouent les mitochondries dans le spermatozoïde mûr des Crustacés? **Koltzoff** pense qu'elles jouent un rôle de soutien, qu'elles constituent un cytosquelette. Nous nous con-

Fig. XLI. — Quatre stades de la formation du spermatozoïde chez *Enteroxenos* (d'après **Bonnevie**). *M*, mitochondries. *N*, noyau; *A*, reste fusorial formant l'acrosome.

tenterons de constater qu'elles occupent une place déterminée dans l'architecture de cet élément.

Chez un Gastéropode parasite, *Enteroxenos östergreni*, nous retrouvons le type ordinaire du spermatozoïde. Les spermatocytes de premier ordre de cette espèce, renferment, d'après **Bonnevie** (1904), un amas de mitochondries disposées autour des deux centrosomes (Fig. XLI); l'auteur compare cette disposition à celle décrite par **Meves** chez la Paludine et nommée une première fois par lui centrothèque.

Chez l'*Enteroxenos* la centrothèque proprement dite qui est en réalité l'idiosome, c'est-à-dire le reste de la sphère et peut-être le reste fusorial, apparaît après la division du spermatocyte et persiste pendant toute l'évolution de la spermatide, car elle constituera l'acrosome du spermatozoïde. Pendant que ces transformations se préparent, les centrosomes sont toujours

entourés par une masse de mitochondries qui ont augmenté de nombre; le centrosome distal donne naissance au filament caudal, tandis que le centrosome proximal se divise; puis la centrothèque chemine le long du noyau pour occuper bientôt sa place définitive; la spermatide s'allonge et le corps mitochondrial s'allonge également autour du filament axile. La partie cytoplasmique du futur spermatozoïde se trouve bientôt réduite à une masse résiduelle et à une gaine entourant le filament caudal et contenant les mitochondries; celles-ci se groupent à ce moment en un filament spiral qui constitue le segment moyen.

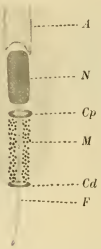


Fig. XLII. — Région postérieure d'une spermatide de *Salamandra*. — *M*, mitochondries; *N*, noyau; *Cp*, centrosome proximal; *Cd*, centrosome distal; *F*, filament axile; *A*, acrosome (d'après **Hermann**).

Chez le Lombric, **Depdolla** (1905) montre que les mitochondries forment également l'enveloppe du segment moyen; mais il ne distingue pas si celui-ci est constitué ou non par un filament spiral. Dans les spermatocytes, cet auteur n'a jamais vu les mitochondries se disposer en filaments au moment de la mitose. Elles forment une masse compacte qui se partage également entre les spermatocytes de deuxième ordre.

Hermann (1897) a étudié la spermatogenèse de *Salamandra maculosa*. Il a observé la forme en anneau des centrosomes, que **Meves** décrivait aussi dans son mémoire de la même année; mais **Hermann** décrit en même temps des granulations cytoplasmiques qui sont bien les mitochondries. Il figure dans les jeunes spermatocytes une masse à contour irrégulier formée par ces granulations très fines et légèrement colorables par l'hématoxyline ferrique (après fixation au liquide platino-osmique). Au milieu de cette masse, **Hermann** décrit une vacuole contenant deux centrosomes reliés par un petit fuseau, et un corps sombre, faiblement coloré, de forme ronde ou ovale, qu'il considère comme le « Zwischenkörperschen », ou corps intermédiaire provenant de la dernière mitose. De plus, pendant la prophase, **Hermann** observe des filaments protoplasmiques, des « Proto-

plasmascheifen » qu'il compare aux anses archoplasmiques de l'*Helix*. Ces filaments résultent sans doute de la sériation de granulations mitochondriales; ce sont des chondriomites temporaires, car au moment de la transformation de la spermatide toutes les mitochondries sont sous forme de grains, et c'est sous cet aspect qu'elles se disposent en une gaine autour du filament axial, entre les centrosomes distal et proximal qui s'éloignent progressivement l'un de l'autre (Fig. XXXVII).

Hermann décrit un amas de granulations semblables et dont le sort est identique, dans les spermatocytes et les spermatides de *Scyllium catulus*, et c'est un schéma à peu près identique que nous allons trouver chez la Souris et le Rat d'après les recherches de **Benda** (1903) et **Duesberg** (1907); seulement, les mitochondries forment ici dans le segment moyen du spermatozoïde un filament spiral extrêmement serré. En 1897 déjà, **Benda** avait mis en évidence le filament spiral du spermatozoïde de la Souris (Fig. XLIII) et les mitochondries des spermatides en employant l'hématoxyline de Weigert, après fixation au liquide platino-osmique de Hermann, suivie d'une réduction par l'acide formique à 25 p. 100. Il avait très bien vu par ce procédé que le filament spiral, coloré en noir avec intensité, se forme aux dépens de corpuscules intraprotoplasmiques « qui précipitent l'osmium ». Ces éléments peuvent former des filaments « en forme de streptocoque », que **Benda** colora aussi par sa méthode à la laque d'alizarine et au bleu de méthylène. Il observa la même spirale se formant aux dépens des mêmes grains chez *Phalangista*, *Sciurus*, *Mus*, et chez l'Homme: chez le Moineau, le Pigeon, la Colombe; chez *Anguis*, *Tropidonotus*, *Hatteria*: chez *Raja* et *Cyprinus* enfin. C'est après avoir coloré ces grains et ces filaments par sa nouvelle méthode au Krystallviolett (1903) que **Benda** les nomme

Fig. XLIII. — Spermatozoïde de Souris, d'après **Benda**, montrant le cordon mitochondrial.

mitochondries et chondriomites, et leur assigne un rôle moteur.

Duesberg (1907) a vérifié sur le Rat les observations minutieuses de **Benda** sur la Souris. Chez ces deux animaux, les spermatocytes renferment des mitochondries irrégulièrement disposées, ne formant pas de longs filaments et ne se divisant pas pendant la mitose. **Duesberg** admet pourtant que le nombre des mitochondries peut augmenter par « fragmentation »; il y aurait alors ici quelque chose d'analogue à la division des mitochondries des Protozaires, telle que nous l'avons vue dans la première partie de ce travail.

Chez la Souris comme chez le Rat, **Benda** et **Duesberg** décrivent un idiosome, ou reste de la sphère, qui donnera naissance au perforateur ou acrosome. (Ce corps, dont l'aspect se rapproche beaucoup de celui du Nebenkern des Pulmonés, ne présente donc, au contraire de celui-ci, aucun rapport avec les mitochondries.) Au moment de l'allongement de la spermatide, les mitochondries augmentent en nombre et deviennent plus petites, en même temps que des granulations graisseuses apparaissent dans le cytoplasma. Ces mitochondries se trouvent bientôt pressées en grand nombre autour du filament axial, tandis que la spermatide achève son évolution, et c'est alors qu'elles se disposent autour de ce filament en une spirale serrée parfaitement régulière qui caractérise le segment moyen.

Rappelons que les mitochondries avaient sans doute été observées par **Brown** (1885) dans les spermatocytes du Rat, dans lesquels il figure quelques granulations.

IV. — Type II.

La transformation totale des mitochondries en un élément morphologiquement défini et généralement nommé Nebenkern s'observe au cours de la transformation de la spermatide en spermatozoïde chez un très grand nombre d'Insectes appartenant à tous les groupes, et chez des Vers, des Échinodermes, des Cœlentérés, etc. Le cas le mieux connu étant celui des Insectes, c'est par l'étude de ceux-ci que je commencerai.

Bütschli (1871) décrit dans les spermatides d'un Acridien

(qu'il nomme « Henschrecke »), de l'*Agrion puellæ* et de *Calopterix virgo*, un corps réfringent qui se dédouble et dont les deux parties s'allongent symétriquement le long du filament axial du spermatozoïde. Il nomme ce corps noyau accessoire, Nebenkern; ce terme a été très vivement discuté plus tard, mais il est resté dans le vocabulaire cytologique.

Von la Valette St-George (1874) observe le Nebenkern de **Bütschli** chez *Forficula*, *Ranatra linearis*, *Stenobothrus dorsalis* et quelques autres Insectes, ainsi que chez des Mollusques. En 1886, il décrit dans les spermatogonies de *Blatta germanica* ses « cytomicrosomes » qui sont les mitochondries d'aujourd'hui; et c'est au milieu de ces granulations qu'il voit apparaître le Nebenkern dans la spermatide. Il décrit les aspects divers de celui-ci qui présente une structure spiralée, et montre encore sa fragmentation en deux masses qui s'allongent le long du filament axial dans toute la longueur du segment moyen du spermatozoïde. La même année (1886-2) **v. la Valette** étudie le Nebenkern de *Phratora vitellinæ* dans le sérum au violet de gentiane qui permet de le colorer à l'état frais, et décrit différents détails de structure de cet élément.

Qu'est-ce donc que ce Nebenkern? **Gilson** (1895) fait à son sujet ces étranges déclarations : « Une particularité *accidentelle* dans les cellules spermatiques des Arthropodes est la présence d'une enclave albuminoïde à côté du noyau. Nous l'avons observée dans les cellules spermatiques, mais elle est beaucoup plus apparente dans les métrocytes de toute génération. Plus rarement on observe plusieurs petites enclaves analogues. Ce détail n'a pour nous *aucune importance*. Nous n'accordons à ce corps *aucune part* dans la formation du spermatozoïde »; et il ajoute encore que, pour lui, les observations de **v. la Valette** et de **Bütschli** sont des « illusions ». **Carnoy**, la même année, observe le Nebenkern des Arthropodes sans y attacher non plus une grande importance. Il ne le voit pas se modifier pendant la division ni se mouvoir auprès des asters.

Depuis cette époque le Nebenkern des spermatides a été très souvent décrit, mais sa nature est longtemps restée obscure, et **Henneguy** peut dire, en 1904, à propos du reste fusorial qu'il

observe chez *Caloptenus* : « C'est *une* de ces formations décrites sous le nom impropre de Nebenkern ou noyau accessoire qui comprend des éléments de nature différente. » Henneguy pense que c'est surtout Meves qui a débrouillé la question du Nebenkern en montrant l'indépendance de divers éléments cytoplasmiques que l'on trouve quelquefois tous ensemble dans le spermatocyte de 2e ordre : la sphère, ou l'idiosome, le reste fusorial, ou lien intercellulaire ou corps intermédiaire (Zwischenkörperchen), et enfin le Nebenkern proprement dit, dont l'origine mitochondriale a été clairement établie par les recherches de Meves sur *Pygæra bucephala*, etc., et que Henneguy a vérifiées chez un grand nombre d'Insectes, entre autres *Bombyx mori*, *Hyponomeuta*, *Gryllus*, etc., et chez *Pyrrhocoris apterus*, qui est un excellent sujet d'étude. J'ai repris moi-même l'étude du développement du Nebenkern chez cet Insecte, déjà étudié par Platner (1889) et par Henking (1891), et c'est par lui que je commencerai.

Le *Pyrrhocoris apterus*, commun dans tous les jardins, est précieux au point de vue histologique par sa grande abondance, et par la longue période pendant laquelle il se reproduit. Les testicules sont faciles à isoler, et il suffit de les dilacérer délicatement avec de fines aiguilles dans un liquide physiologique approprié pour en isoler tous les éléments, que l'on peut alors étudier *in vivo*. Je me suis servi à cet effet du liquide de Ringer dilué, d'eau salée à 5 pour 1000 contenant en solution divers colorants vitaux, et surtout du sérum de Pictet additionné de violet dahlia dont mon maître M. Henneguy s'était déjà servi avec succès. Il est facile, avec le testicule dissocié, de faire des frottis de spermatogonies et de spermatocytes à tous les stades, ce qui peut être utile pour les recherches microchimiques. Je dois avouer en effet que les fixations à l'acétone et même à l'alcool au sublimé contractent les éléments d'une manière qui rend souvent les coupes illisibles. Sur les frottis au contraire, chaque cellule reste un peu étalée, et si un très grand nombre d'entre elles se présentent mal, ou sont mal colorées, quelques-unes montrent des détails d'une admirable précision.

A l'état frais, dans un sérum non coloré, les spermatogonies

et les spermatocytes de 1er ordre au repos apparaissent comme de petites cellules sphériques renfermant un noyau clair, situé excentriquement, et une masse cytoplasmique absolument homogène dans laquelle on distingue nettement les mitochondries, très nombreuses, également distribuées partout. Ce sont de petits grains homogènes, légèrement réfringents, grisâtres, tels enfin que je les ai déjà décrits chez les Protozoaires; ils mesurent moins de 1 μ, sont tous de même dimension, et présentent un aspect légèrement allongé, ovoïde. Ils présentent avec l'éclairage ultra-microscopique (Pl. XXII, fig. 8) l'aspect de petites taches claires. Si l'on fait agir du violet dahlia en solution faible et isotonique (liquide de Pictet), on voit les mitochondries se colorer lentement et progressivement en lilas bleu; elles ont donc une réaction acide; peu à peu, le plasma se teinte légèrement et les mitochondries se colorent davantage sans présenter le moindre signe d'altération; la coloration peut atteindre une grande intensité. Le violet de gentiane, employé par v. la Valette Saint-George, donne des résultats semblables; je n'ai rien obtenu au contraire, ni du bleu de méthylène, ni du Brillantkresylblau, du Nilblau, du rouge neutre et du vert Janus. Ce dernier est d'ailleurs assez toxique et tue très rapidement les éléments histologiques. Le brun Bismarck colore bien les mitochondries, mais d'une manière faible, et, comme il colore en même temps tout le cytoplasma, la différenciation est peu accentuée. J'ai obtenu de bonnes figures avec des doubles colorations vitales : brun Bismarck — rouge neutre, ou violet dahlia — rouge neutre. On observe en effet, dans certaines cellules tout au moins, au milieu des mitochondries, des granulations peu nombreuses, formant un ou deux petits amas. (Pl. XX, fig. 8.) Je ne sais quelle est la nature de ces grains : correspondraient-ils au reste fusorial, très difficile à voir *in vivo*, ou représentent-ils des éléments deutoplasmiques peu nombreux il est vrai, mais constituant en quelque sorte un vitellus mâle? Je penche volontiers vers cette interprétation, car chez l'Abeille (Pl. XX, fig. 9), j'ai vu par le même procédé, en dehors des mitochondries bien colorées en lilas, 1° des granulations très peu nombreuses, trois ou quatre au

plus, de tailles diverses, très réfringentes, incolorables, et d'aspect huileux; et 2° quelques grains fortement colorables par le rouge neutre, les uns très gros, les autres très petits, et qui ne présentent manifestement aucun rapport avec le reste fusorial ou l'idiozome. Je rappellerai que **Duesberg** (1907) signale des granulations graisseuses dans les Spermatides du Rat.

Comme les mitochondries des Protozoaires, celles du *Pyrrhocoris* peuvent se gonfler sous certaines actions : action d'une solution hypotonique, ou alcaline; compression; action de l'éther en solution très faible, etc.; chaque grain mitochondrial prend alors l'aspect d'une sphérule creuse (Pl. XX, fig. 10 et 11). Cet aspect, lorsqu'il n'est pas exagéré, paraît quelquefois être normal. Il semble même qu'il existe une petite différence de taille entre les mitochondries des spermatogonies et celles des spermatocytes de 1er ordre, celles-ci étant plus volumineuses; et, sur les préparations traitées par la méthode de **Benda**, on observe souvent l'aspect sphérulaire (Pl. XX, fig. 17). Celui-ci a été bien décrit par **Henneguy** (1904) chez *Gryllus*.

Avant la division des spermatocytes les mitochondries subissent des transformations que **Henneguy** a déjà décrites (1904) et qu'il a étudiées *in vivo*. Les mitochondries se placent bout à bout et forment des filaments noduleux, flexueux, contournés en anses, en arc, en hélice, et enchevêtrés les uns dans les autres (Pl. XX, fig. 2); cet aspect est très joli à voir *in vivo* sans aucune coloration. Puis ces filaments deviennent parfaitement lisses et se disposent parallèlement en une masse contournée (Pl. XX, fig. 3) située à côté du noyau. Lorsque celui-ci commence à se diviser, les filaments mitochondriaux s'allongent autour de lui; on les voit former une sorte de cage autour du fuseau. Pendant l'anaphase on distingue très bien *in vivo* les deux noyaux-filles encore disposés en aster et reliés par les filaments achromatiques et, autour de chaque noyau, les filaments mitochondriaux dont les extrémités polaires sont épaisses et rondes, tandis que les autres sont encore effilées par l'étirement de la division (Pl. XX, fig. 4). Ces chondriomites se sont donc bien comportés comme des sortes de chromosomes cytoplasmiques subissant une division transversale pendant la formation du dyaster, et se

répartissant également entre les deux spermatocytes de deuxième ordre. (**Henneguy**, 1904). Après cette division, les filaments se résolvent en grains qui se réuniront de nouveau en chapelets, puis en boudins, pendant la seconde division de réduction.

Mais, ici on voit dans chacune des spermatides, pendant la télophase, les filaments mitochondriaux se raccourcir et se pelotonner autour du noyau, tout en se gonflant un peu; ils prennent en un mot l'aspect de boudins enchevêtrés (Pl. XX, fig. 6 et 13 *b*), tandis que le reste fusorial se concentre en une petite masse légèrement colorable par les procédés ordinaires, mais que j'ai colorée, avec intensité par le bleu d'aniline (Pl. XX, fig. 14 *b*) en employant la méthode de Mallory après fixation à l'alcool et traitement par le chloroforme.

Lorsque la spermatide commence à évoluer en spermatozoïde, les filaments mitochondriaux pelotonnés ont pris l'aspect de boyaux dont la périphérie, condensée en une sorte de membrane, est beaucoup plus colorable que le centre; ils ne restent pas disséminés dans le cytoplasma et s'assemblent en une masse; ils s'unissent bientôt étroitement les uns aux autres et constituent un paquet contourné, spiralé, enchevêtré qui se scinde en deux portions égales; celles-ci restent côte à côte, et l'on ne voit souvent que l'une d'elles dans les préparations (Pl. XX. fig. 7). Après coloration par la méthode de **Benda** (Pl. XX, fig. 18 et 19) le centre de chaque boyau peut paraître entièrement incolore, tandis que la périphérie est teinte avec intensité.

Ce corps mitochondrial, d'aspect si nouveau, avait été vu par **Platner** (1889) et par **Henking** (1891), qui ne connaissaient pas son origine mitochondriale. Pour **Platner**, il a une origine fusoriale et se divise en deux parties : le petit mitosome, qui correspond sans doute au reste fusorial décrit par **Henneguy** (1896 et 1904) et dont j'ai parlé plus haut; et le grand mitosome, qui entoure le filament axial du spermatozoïde et correspond au corps mitochondrial proprement dit. **Henking** décrit également deux corps dans la spermatide du *Pyrrhocoris*, mais il distingue le Nebenkern au sens de **Bütschli** et de **v. la Valette Saint-George**, qui devient l'enveloppe du filament axile, et le mitosome, ou reste fusorial proprement dit, qui formera la tête du spermato-

zoïde; mais il fait encore dériver le Nebenkern d'une partie du fuseau. **Henneguy** (1896) a beaucoup mieux décrit le Nebenkern de **Henking** : « corps volumineux d'aspect filamenteux et plus réfringent que le reste du protoplasma » ainsi que son évolution ultérieure, et en 1904 il a confirmé son origine mitochondriale.

Pendant que la spermatide continue son évolution, les deux moitiés du corps mitochondrial s'allongent et les boyaux qui les constituent deviennent parallèles (Pl. XX, fig. 19); en même temps le filament axial se différencie; il part du centrosome proximal situé contre le noyau, passe entre les deux masses mitochondriales, arrive au centrosome distal situé à l'extrémité de la spermatide, et s'allonge un peu en dehors de celle-ci; l'aspect est identique à celui décrit par **Bütschli** (1871) avec le double Nebenkern. Les deux masses mitochondriales, d'abord ovoïdes, s'allongent de plus en plus et formeront bientôt deux filaments colorables de chaque côté du filament axial dans le segment moyen du spermatozoïde, tandis que le reste fusorial, le petit mitosome de **Platner** et de **Henking**, qui a pris l'aspect d'une petite calotte colorée en gris par la méthode de Benda (Pl. XX, fig. 18) chemine le long du noyau pour former vraisemblablement la tête du spermatozoïde (Pl. XX, fig. 19).

Les réactions histologiques du corps mitochondrial ou Nebenkern sont les mêmes que celles des mitochondries; il se colore *in vivo* par les mêmes colorants; il se colore de même par le peroxyde d'osmium après le pyrogallol (Pl. XX, fig. 12 *b*), de même encore par la méthode de Benda (Pl. XX, fig. 18 et 19), ou par la fuchsine (Pl. XX, fig. 13 *c* et 14 *b*).

Des phénomènes comparables, aboutissant à la transformation de toutes les mitochondries en un corps spécial jouant un rôle dans l'édification de la queue du spermatozoïde, se retrouvent avec quelques modifications de détail chez tous les Insectes qui ont été étudiés à ce point de vue.

La sériation des mitochondries et leur transformation en chondriochontes lisses ont été observées chez le *Blaps* par **Benda** (1603); chez *Forficula* par **Henneguy** (1907); chez *Blaps* et chez *Gryllotalpa* par **Duesberg** (1907); chez *Apis mellifica* par **Meves** (1907); chez *Vespa crabro* par **Meves** et **Duesberg** (1908); chez

Camponotus herculeanus par **H. Lams** (1908). Chez ces Insectes, les filaments n'entourent pas le fuseau comme chez le *Pyrrhocoris* et forment généralement un faisceau parallèle qui se divise en deux.

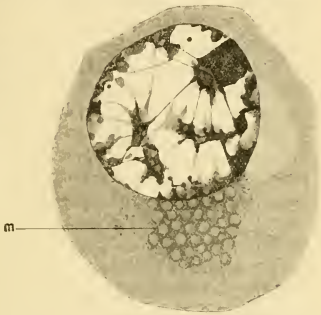


Fig. XLIV. — Spermatocyte de *Gryllus campestris* montrant les mitochondries, *m*, groupées en un amas à côté du noyau (**Henneguy**, Les Insectes).

Chez *Gryllus* au contraire **Henneguy** (1904) décrit de grosses mitochondries d'aspect vésiculeux (Fig. XLIV) qui pendant la seconde mitose des spermatocytes se placent en un amas compact autour du noyau; c'est cet amas, dans lequel on ne distingue pas de filaments, qui se divise et forme deux masses filles qui se transformeront en Nebenkern (Fig. XLV).

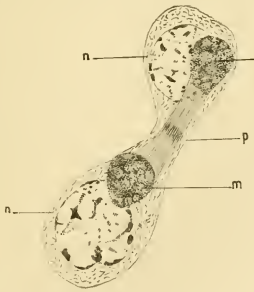


Fig. XLV. — Spermatocyte de 2e ordre de *Gryllus campestris* en voie de division. *m*, corps mitochondrial; *n*, noyau; *p*, plaque cellulaire (**Henneguy**, Les Insectes).

Sur des préparations traitées par la méthode de Benda, j'ai observé des aspects un peu différents; les mitochondries des spermatocytes de premier ordre sont petites, régulières; mais un certain nombre d'entre elles grossissent un peu et forment de petites vésicules claires avec une calotte plus colorée; quelques-

unes d'entre elles peuvent se rassembler, et former un amas vésiculeux qui ressemble, en plus petites dimensions, au Nebenkern du *Pyrrhocoris* (Pl. XX, fig. 21 et 22); je n'ai pas vu ce que deviennent ces amas vacuolaires; pendant la division des spermatocytes de premier ordre, les mitochondries granuleuses se réunissent en chaînettes, puis en filaments lisses qui se placent le long du fuseau achromatique durant la prophase et la métaphase, puis se segmentent en deux parties; les mitochondries se partagent donc entre les deux cellules filles. Elles forment dans les spermatocytes de deuxième ordre une masse compacte, constituée par des filaments courts et enchevêtrés, et par des granulations. Ce sont ces masses que **Henneguy** décrit pendant la division de ces spermatocytes (Fig. XLI).

Chez un Acridien : *Pamphagus marmoratus* Burn, **Giglio-Tos et Granata** (1908) décrivent dans les spermatogonies une masse mitochondriale compacte qui augmente peu à peu de volume, et se trouve constituée par des chondriosomes serrés les uns contre les autres; ceux-ci se répartissent pendant la division entre les spermatocytes dans chacun desquels ils reconstituent un chondriome compact; celui-ci se fragmente pendant la croissance de la cellule, et les mitochondries se répartissent dans tout le cytoplasma; pendant la division des spermatocytes de 1er ordre, elles restent dispersées durant la prophase et la métaphase; mais, pendant l'anaphase et la télophase, elles se disposent en chaînettes autour du fuseau achromatique, sans jamais former de filaments lisses. Elles constituent un chondriome compact dans le spermatocyte de deuxième ordre, et présentent à peu près la même disposition, pendant la division de celui-ci, que pendant celle du spermatocyte de 1er ordre. Enfin, dans la spermatide, les mitochondries reconstituent une masse serrée qui prend bientôt un aspect filamenteux et vacuolaire et forme un autre Nebenkern assez semblable à celui du *Pyrrhocoris*. Chez un autre Acridien : *Stenobothrus biguttulus*, **Gerard** (1909) décrit un appareil mitochondrial presque identique à celui de *Gryllus*; il voit en effet de fines mitochondries, en grains ou en courts filaments, parmi lesquelles quelques-unes deviennent vésiculeuses et forment de petites masses identiques à celles

décrites par **Henneguy** pendant la division des spermatocytes de premier ordre du *Gryllus* et que j'ai figurées dans les spermatocytes au repos de ce même Orthoptère. **Gerard** ne voit les chondriosomes se réunir en filaments que pendant l'anaphase et la télophase. Dans la spermatide, les mitochondries se groupent en un double amas très dense qui s'allonge le long du filament axial, se segmente, et constitue finalement autour de celui-ci la gaine caractéristique du segment moyen. C'est le Nebenkern, qui ne présente jamais, chez cette espèce, d'aspect vacuolaire, ou de boyaux contournés.

Chez *Locusta viridis*, **Otte** (1905) décrit de nombreuses mitochondries disséminées dans le cytoplasma; celles-ci se réunissent en une masse compacte dans les spermatocytes de premier ordre; cette masse se partage en deux pendant la mitose et chaque moitié se retrouve dans une des deux spermatides. **Otte**, s'appuyant sur les recherches de **Meves**, pense que ce corps mitochondrial correspond bien au Nebenkern décrit chez la même espèce par **v. la Valette** et qui se dispose autour du filament axile dans la pièce intermédiaire du spermatozoïde; c'est-à-dire au prétendu idiosome, ou reste de la sphère, ou reste fusorial de quelques auteurs, tels que **Wilcox** (1896) qui chez *Caloptenus femur-rubrum* fait dériver le Nebenkern des « interzonal fibres », c'est-à-dire du reste fusorial, ce qui explique, selon lui, l'aspect filamenteux qu'il garde pendant son allongement dans le col du spermatozoïde; et **Erlanger** (1896) qui chez *Blatta germanica* fait dériver, comme **Platner**, le Nebenkern du reste fusorial; cet auteur a pourtant décrit une structure alvéolaire concentrique du cytoplasma des spermatocytes, qui semble bien correspondre à la présence de mitochondries mal fixées ou mal colorées.

Chez *Pygæra bucephala*, **Meves** (1900) décrit dans les spermatocytes de premier ordre au repos un grand nombre de mitochondries isolées, d'aspect vésiculeux qu'il met en évidence par l'hématoxyline ferrique après fixation au liquide de Flemming. Au moment de la première mitose, les mitochondries ne changent pas d'aspect jusqu'au commencement de l'anaphase; à ce stade elles se fusionnent entre elles de manière à former des filaments noduleux et irréguliers; au milieu de l'anaphase

ces filaments se fusionnent en une masse compacte, irrégulière, creusée de canaux irréguliers et de vacuoles, qui enveloppe le fuseau et commence à se partager entre les deux spermatocytes de deuxième ordre; la division de cette masse s'achève pendant la télophase, et le spermatocyte de second ordre possède un amas mitochondrial irrégulier et vacuolaire qui se résout en mitochondries véritables pendant la métaphase de la seconde division de maturation; mais le même processus de fusionnement en une masse vacuolaire qui entoure le fuseau se renouvelle pendant l'anaphase de cette nouvelle mitose, et chaque spermatide possède une masse mitochondriale très vacuolaire, et un reste fusorial. Le prolongement centrosomique qui existe en tout temps dans les spermatocytes de *Pygæra* s'allonge et forme le filament axile, le reste fusorial se place contre le noyau pour former la tête du spermatozoïde, et l'amas mitochondrial, ou Nebenkern, qui est devenu encore plus compact et homogène (Fig. XLVI), s'allonge en forme de fuseau le long du filament axial, pour former le segment moyen.

Fig. XLVI. — Spermatide de *Pygæra bucephala* d'après **Meves**. — *Nbk*, Nebenkern; *N*, noyau; *F*, filament axial; *A*, acrosome.

Ici donc, comme chez *Pyrrhocoris*, toutes les mitochondries participent en se fusionnant à la formation du Nebenkern; mais elles semblent garder moins longtemps leur individualité, car, au lieu de former une masse de boyaux enchevêtrés, elles se fusionnent rapidement en un amas compact et irrégulier; de plus il n'y a qu'une seule masse mitochondriale chez *Pygæra*, tandis que celle du *Pyrrochoris* est double. **Platner** (1892) avait déjà étudié *Pygæra bucephala*; il avait décrit le Nebenkern et le reste fusorial qu'il avait nommé, comme chez les autres Insectes, grand et petit mitosome, et qu'il faisait tous deux dériver du fuseau.

Pantel et de Sinéty (1903), qui ont minutieusement décrit la spermatogenèse de la *Notonecta glauca*, ont observé la formation du Nebenkern dans la spermatide de cet Insecte par un processus extrêmement compliqué, mais qui, après mûre réflexion du lecteur, peut être rapproché de ceux qui viennent d'être décrits.

Pantel et de Sinéty décrivent dans la spermatide un « matériel périaxile » qui « paraît être » de nature mitochondriale; ils observent en effet des filaments identiques aux chondriomites décrites par **Meves** chez *Nymphea*. Le Nebenkern se forme par « remaniement » de ce matériel. Mais les auteurs osent à peine employer les termes mitochondries et Nebenkern, et tandis que **Meves** a montré qu'elle semblait être, chez les Insectes, de la nature du Nebenkern, ces deux auteurs aiment mieux le définir par sa « destination » que par son origine; il en résulte que celle-ci reste assez obscure pour le lecteur.

L' « ébauche du Nebenkern » est une masse granuleuse, quelquefois striée concentriquement, avec un aspect qui rappelle la masse mitochondriale du *Pyrrhocoris*. Elle est primitivement impaire, mais, avant de s'allonger, elle se divise en deux faisceaux filamenteux au milieu desquels se trouve le filament axile; ces deux faisceaux se creusent en gouttière puis se soudent par leurs bords; ils forment alors la gaîne périaxile dont l'extrémité proximale entre en contact avec le « collier » du spermatozoïde, tandis que l'extrémité distale s'allonge toujours. La structure intime de ces deux faisceaux est assez complèxe. **Pantel et de Sinéty** y distinguent surtout des filaments chromophiles noyés dans une gangue achromatique; mais une grande partie de l'ébauche impaire primitive a été expulsée et disparaît peu à peu; ces auteurs concluent que toutes les transformations successives du Nebenkern ont pour but un triage, une sélection de la substance chromophile qui constitue les filaments. Faut-il résumer toutes ces « transformations » en disant que, chez la *Notonecta glauca* comme chez la plupart des autres Insectes, il existe dans les spermatocytes des mitochondries ou des chondriomites, et que celles-ci se réunissent dans la spermatide en une masse fibril-

laire ou Nebenkern qui s'allonge dans le segment moyen du spermatozoïde?

Avant de quitter les Insectes, je dois dire quelques mots de la manière toute spéciale dont **Wassilieff** (1907) comprend l'origine et le développement de l'appareil mitochondrial dans les spermatocytes de *Blatta germanica*. Cet auteur a étendu à cet Insecte les observations faites par **Popoff** (1907) sur *Paludina* et *Helix* et sur lesquelles nous reviendrons plus loin; il appelle donc ce que l'on nommait jusque-là mitochondries « chromidies » et considère ces éléments comme de la chromatine extranucléaire. En effet, il décrit dans les spermatogonies et les jeunes spermatocytes une accumulation de mitochondries tout contre la membrane nucléaire; il pense donc qu'elles sont sorties du noyau en traversant cette membrane. **Duesberg** (1907) constate que **Wassilieff** ne « donne aucune preuve » de ce fait, et qu'il n'a même pas employé la méthode de Benda! **Gerard** (1909) le critique aussi sévèrement. L'examen des figures de **Wassilieff** ne semble pas révéler de bonnes préparations.

La transformation totale des mitochondries en un corps particulier ou Nebenkern semble se présenter non seulement dans la spermatogenèse des Insectes, mais encore dans celle d'un certain nombre d'organismes appartenant à des groupes zoologiques divers.

Nous avons vu que, chez le Lumbric, **Depdolla** (1905) décrit la formation de l'enveloppe du segment moyen du spermatozoïde directement aux dépens des mitochondries, ce qui rentre dans le premier type de notre classification. Pourtant, **Foot et Strobel** (1902) signalent chez *Allobophora fœtida* l'existence d'un corps sombre dans le segment moyen, et **Calkins** (1895) distingue un Nebenkern dans la spermatide; celui-ci est distinct de l'archoplasma; c'est un organe protoplasmique transitoire qui joue un rôle dans la formation de la queue du spermatozoïde, mais dont l'origine est obscure; **Calkins** tend à le faire dériver du reste fusorial.

Les travaux de **Pictet** (1891), sur la spermatogenèse des Invertébrés, sont beaucoup plus précis quoique plus anciens. **Pictet** a beaucoup observé à l'état frais, en dissociant dans son

sérum au chlorure de manganèse. Chez une Annélide, *Eleone pterophora*, il décrit dans les spermatocytes les cytomicrosomes de **v. La Valette Saint George**; ce sont ces éléments, que nous savons n'être pas autre chose que les mitochondries, qui en se fusionnant constituent le Nebenkern; c'est donc ici le même processus que chez les Insectes; seulement, **Pictet** considère le Nebenkern comme un « corps de rebut », et pense qu'il tombe pendant la formation définitive du spermatozoïde.

Pictet a étendu ses observations à un grand nombre d'organismes marins. Chez *Salpa virgula* les cytomicrosomes disparaissent sans former de Nebenkern; chez un Ptéropode, *Cymbulia Peronii*, il existe des cytomicrosomes et un Nebenkern qui disparaît dans la queue du spermatozoïde. Chez les Échinodermes, nous retrouvons au contraire le même schéma que chez *Eleone pterophora* et que chez les Insectes. Les observations de **Pictet** ont porté sur un grand nombre d'espèces, entre autres : *Strongylocentrotus lividus*, *Arbacia pustulosa*, *Echinus microtuberculatus*, *Sphærechinus granularis*, *Spatangus purpureus*, etc.; chez toutes ces espèces il voit dans la spermatide des cytomicrosomes qui forment en se fusionnant un Nebenkern. L'auteur insiste sur le fait que le noyau ne prend aucune part à la formation de cet élément; mais il suppose que les cytomicrosomes pourraient provenir de la désagrégation du fuseau. Pourtant, chez les Siphonophores, **Pictet** observe dans les spermatides, en plus des mitochondries, deux corpuscules brillants qu'il interprète comme des restes fusoriaux. Ici encore, les cytomicrosomes se fusionnent tous en un Nebenkern sphérique et homogène, qui se trouve placé en arrière du noyau, et légèrement aplati entre la tête et la queue du spermatozoïde. **Pictet** a étudié les espèces suivantes : *Halistemma rubrum*, *Forskalia contorta*, *Physophora hydrostatica*, *Gleba hippopus* et *Praya maxima*.

Field (1895) a repris les observations de **Pictet** sur les Échinodermes : *Asterias*, *Chætaster*, *Echinus*, *Arbacia*, etc. Il admet que le Nebenkern, qu'il nomme mitosome, et les cytomicrosomes proviennent du fuseau nucléaire. Il semble beaucoup plus probable que les cytomicrosomes observés par **Pictet** chez

les Échinodermes, les Siphonophores et une Annélide, sont, comme les cytomicrosomes de v. la Vallette St-George, les éléments cytoplasmiques que nous nommons aujourd'hui mitochondries. Le Nebenkern se formerait donc dans les spermatides de ces organismes par fusion en une seule masse de toutes les mitochondries. C'est, comme chez les Insectes, un corps mitochondrial qui prend part à la constitution du spermatozoïde.

V. — Type III.

Chez les Mollusques en général et chez les Gastéropodes pulmonés en particulier, une partie seulement des mitochondries des spermatocytes se différencient de bonne heure en un corps morphologiquement défini et généralement nommé Nebenkern; mais, au contraire de ce que l'on a vu dans les exemples du type précédent, ce Nebenkern ne semble pas jouer un grand rôle dans l'organisation du spermatozoïde mûr, tandis que toutes les mitochondries qui sont restées granuleuses et n'ont pas subi de transformation, contribuent, comme dans les exemples du type I, à la formation des filaments spiraux ou de l'enveloppe du segment moyen.

La Valette Saint-George (1874) figure un « Nebenkern » dans les spermatocytes d'*Helix* et de *Clausilia biplicata*.

Mathias Duval (1878) décrit également ce corpuscule chez quelques Pulmonés, mais il le considère comme formant la tête du spermatozoïde; comme représentant le corpuscule céphalique de Keferstein et de Metchnikoff. Jensen (1883) montre dans les spermatocytes de *Clitellio arenarius* des corps réfringents que l'acide osmique met bien en évidence, et Gilson (1884) décrit le Nebenkern comme une sorte de vacuole réfringente sans importance. Nussbaum (1884) figure et décrit cet élément dans les spermatocytes de l'*Helix pomatia*.

L'année suivante (1885-1886) les recherches de Platner sur la spermatogenèse de l'*Helix* et de l'*Arion* mettent en relief ce Nebenkern énigmatique et, à partir de ce moment, les hypothèses relatives à sa nature, à son origine, à son rôle, vont se multiplier.

Platner commence par admettre que le Nebenkern est véritablement un « noyau accessoire », situé à côté du noyau principal, et pouvant entrer en rapports intimes avec lui. Il pourrait en effet disparaître à un moment donné, en se confondant avec le cordon chromatique; partagé de la sorte entre les cellules filles pendant la division des spermatocytes, cet élément se séparerait à nouveau du cordon nucléaire pour reconstituer un corps cytoplasmique indépendant dans les spermatides.

Si les observations de **Platner** sont inexactes, comme il le reconnaît lui-même en 1889, quant aux relations du Nebenkern et du noyau, elles sont parfaitement justes quant à l'aspect morphologique de cet élément, dont **Platner** décrit l'aspect filamenteux et pelotonné chez *Helix* et pentagonal chez *Arion*.

Dans son mémoire de 1889, cet auteur développe des idées nouvelles sur la nature du Nebenkern et sur ses rapports cytologiques. Il semble que les recherches de **Ed. Van Beneden et Neyt** sur la division mitotique chez l'*Ascaris megalocephala*, parues en 1887, aient beaucoup influencé **Platner** quant au sens de ses interprétations. Cet auteur admet en effet que le Nebenkern est un élément essentiellement cytoplasmique et constant, sorte de noyau accessoire dont le peloton se résout peu avant la cinèse en douze bâtonnets qui s'orientent autour du centrosome. Lorsque le centrosome se divise, il se forme deux groupes de six bâtonnets qui accompagnent chacun des deux nouveaux corpuscules centraux, entre lesquels s'étire le fuseau central. Reprenant le schéma de **Van Beneden, Platner** croit pouvoir comparer les bâtonnets du Nebenkern aux rayons principaux de l'aster (Hauptstrahlen) opposés au fuseau central et correspondant aux fibrilles des « cônes antipodes ». Il peut alors comparer le noyau accessoire à la « sphère attractive » et à l' « archoplasma » de **Boveri**. **Platner** figure dans son mémoire le Nebenkern en peloton ou en rosettes tel qu'il se présente au repos, dans la queue du spermatozoïde par exemple, et il décrit les filaments de ce corps aux deux extrémités du fuseau dans les spermatocytes d'*Helix pomatia*. Mais ces conclusions ont été vivement critiquées, notamment par **Hermann** (1891), qui n'admet pas la division du Nebenkern, et par **Bolles Lee** qui a

consacré plusieurs mémoires à ces questions spéciales de la spermatogenèse des Gastéropodes pulmonés.

Selon **Bolles Lee** (1895-1896), le Nebenkern n'est *jamais rudimentaire* dans une cellule sexuelle au repos. Cette affirmation catégorique, que je me permettrai plus loin de mettre en doute, repose sur un nombre considérable d'observations, et sa conclusion est parfaitement logique : si le Nebenkern n'a jamais été vu à l'état rudimentaire puisqu'il existe complètement formé ou bien n'existe pas du tout, c'est qu'il n'est pas élaboré au sein du cytoplasma, c'est qu'il y est rejeté de toute pièce. Et **Bolles Lee** pense qu'il représente la partie polaire du fuseau en voie de dégénérescence, et la partie polaire seulement, puisque la partie centrale forme un reste fusorial ou corps intermédiaire (Zwischenkörperchen). Cette opinion a été vivement critiquée à son tour par **Murray** (1898), mais **Bolles Lee** la défend avec un grand nombre d'arguments qui ne sont peut-être pas suffisants. Cet auteur cherche à prouver, d'après les réactions histologiques du Nebenkern, que cet élément est bien en voie de dégénérescence. Il le colore en gris foncé et même en noir par l'acide osmique, en faisant agir ensuite l'acide pyrogallique; et à l'état frais, dans un liquide physiologique, il constate que les bâtonnets se colorent par le violet de gentiane, le violet dahlia et le bleu de méthylène. Ces bâtonnets mesurent 2 à 3 μ de longueur sur 0,5 à 0,75 μ de largeur; leur contour réfringent paraît condensé. Ces bâtonnets résulteraient directement du gonflement des parties polaires des filaments achromatiques; puis ils se gonflent davantage, se réunissant bientôt en une masse pleine renfermant des vacuoles. A ce stade, la partie consistante du Nebenkern se colore en bleu par le bleu de méthylène, tandis les vacuoles qu'il renferme se colorent en rouge par ce même réactif. **Bolles Lee** invoque les recherches de **Galeotti** (1894) qui considère cette métachromasie comme un signe certain de dégénérescence. Remarquons ici que l'on ne sait rien de bien positif sur la signification de ce changement de teinte qui peut avoir des causes diverses; pourtant, comme on l'a vu plus haut, il est possible que la coloration rouge donnée par le bleu de méthylène soit un signe d'alcalinité. De toute façon, et quand bien même cette

alcalinité serait causée par une dégénérescence, rien ne prouve que les filaments du Nebenkern proviennent du fuseau achromatique, et je suis frappé de ce fait que **Bolles Lee** ait négligé dans ses hypothèses sur l'origine du noyau accessoire les éléments particuliers que **von La Valette Saint-George** avait observés depuis longtemps, les cytomicrosomes.

Prenant (1887) avait soutenu, à propos de l'origine du Nebenkern chez la Scolopendre, une opinion semblable à celle de **v. La Valette**, à savoir, que cet élément se développe aux dépens de microsomes particuliers, qui peuvent eux-mêmes provenir du fuseau. En 1888, **Prenant** étend ses recherches aux Gastéropodes pulmonés et choisit précisément l'*Helix* et l'*Arion* dans le but de vérifier les recherches de **Platner**. Il constate que les hypothèses de ce dernier auteur sont inexactes, et, contrairement à ce qu'affirmera plus tard **Bolles Lee**, **Prenant** décrit des Nebenkern *rudimentaires*, disséminés dans l'intérieur du protoplasma. « Ceux-ci paraissent sous la forme de simples épaississements de ces bâtonnets tortueux dont le protoplasma se trouve constitué », et ces bâtonnets résultent eux-mêmes de l'allongement ou de la soudure des microsomes. **Prenant** pense, comme **v. La Valette Saint-George**, que ces cytomicrosomes peuvent bien provenir d'une transformation du fuseau achromatique, mais il repousse toute idée d'une transformation directe des rayons de la sphère en un Nebenkern. D'autre part, **Prenant** a vu dans certains cas un corps différent du Nebenkern s'étendant d'une cellule à la cellule voisine, et pouvant même réunir plusieurs cellules; **Platner** avait déjà signalé ce corps qu'il distinguait du noyau accessoire proprement dit, et qui n'est autre chose que le reste fusorial; mais ni l'un, ni l'autre de ces auteurs n'ont précisé la nature de ce dernier élément.

Prenant pense que le Nebenkern joue un rôle dans la formation de l'enveloppe spiralée de la queue du spermatozoïde. Il voit en effet cet élément se dissocier et glisser le long du filament axial du spermatozoïde, contre lequel il se trouve bientôt étroitement accolé; mais le filament spiral s'est déjà en partie constitué par une différenciation cytoplasmique, et le Neben-

kern ne fait que contribuer à sa formation. La même année, cet auteur observe chez le Gecko, l'Orvet, la Vipère et différents Reptiles un croissant granuleux situé dans les spermatogonies, et qui se transforme en Nebenkern; celui-ci semble former ensuite la « Kopfkappe » du spermatozoïde.

En 1898, **Prenant** reprend l'histoire du Nebenkern des Pulmonés; il critique à son tour les critiques de **Bolles Lee** et précise davantage les idées et les faits contenus dans son premier mémoire. Pour lui, les bâtonnets du noyau accessoire proviennent bien de l'épaississement de filaments cytoplasmiques granuleux ou files de cytomicrosomes, tandis que **Bolles Lee** expliquait ces derniers en les faisant dériver des premiers par voie de dégénérescence. **Prenant** remarque que les bâtonnets du Nebenkern peuvent « avoir l'air de résidus cristalloïdiens, plutôt que de formations en activité fonctionnelle », dans le cas décrit par **Meves** chez la Salamandre en particulier. **Henneguy** (1896) décrit les spermatocytes d'*Helix pomatia* soit *in vivo* dans le liquide de Pictet, soit fixés par les vapeurs d'acide osmique et colorés par le violet 5 B. Il voit les bâtonnets ou pseudochromosomes qu'il considère comme des filaments kinoplasmiques. En 1899, **Korff** étudie les variations du centrosome dans la spermatogenèse de l'*Helix*, et il figure le Nebenkern sans s'attacher aux questions relatives à la nature de cet élément. **Henschen** (1903) décrit aussi cet élément chez *Helix*, *Arion* et *Lymnæa* ainsi que chez *Astacus fluviatilis*; mais il pense que ces bâtonnets ou ces filaments représentent une structure lamelleuse du protoplasma et des canalicules de **Holmgren**. Malheureusement, les figures données par cet auteur donnent une opinion déplorable de ses préparations, et il ne semble pas que l'on doive s'attarder à ses hypothèses.

En 1899, **Benda** a étudié par sa méthode la spermatogenèse d'*Helix hortensis* et *H. pomatia* et d'un *Planorbis*. Il a coloré électivement les corpuscules archoplasmiques ou filaments et bâtonnets du Nebenkern; chez *H. pomatia*, ils sont courts et confluents; **Benda** n'hésite pas à les homologuer aux formations décrites par **Platner**, **Bolles Lee**, **Hermann**, etc.; il voit à côté d'eux des grains qui sont bien également les cytomicro-

somes de **v. La Valette Saint-George** et de **Prenant**. Mais il montre que, par leur colorabilité spéciale et par leur aspect morphologique, ces éléments sont de nature mitochondriale, ainsi que les filaments archoplasmiques des spermatocytes de la Salamandre. Cette conception est acceptée par la plupart des auteurs qui ont étudié depuis 1900 la spermatogenèse des Mollusques. **Meves** (1903) décrit le développement des spermatozoïdes eupyrènes chez *Paludina*. Il montre le Nebenkern et des mitochondries granuleuses; ces dernières existent également chez les spermatozoïdes apyrènes autour de la queue desquels elles forment une masse épaisse.

Retzius (1904) admet l'origine mitochondriale du Nebenkern ou « Mitochondrialkörner », qu'il a particulièrement étudié chez les Mollusques amphineures, *Chætoderma* : Gastéropodes, *Patella*; et Lamellibranches, *Pecten*, *Mytilus*, *Venus*, *Axinus*, *Cyprina*, etc.

Tschassownikow (1905) montre que le Nebenkern se forme toujours au niveau des mitonchondries, qu'il ne participe pas à la formation des figures achromatiques et ne se reconstitue jamais aux dépens des filaments achromatiques du fuseau. Il distingue le reste fusorial, tout à fait indépendant du Nebenkern.

Popoff (Methodi) (1907) reprend toute la spermatogenèse de l'*Helix pomatia*. Il observe l'apparition à côté du noyau de filaments chromatiques et de pseudochromosomes. Lorsque le noyau du spermatocyte est au stade de synapsis, ces filaments sont accolés extérieurement à la membrane nucléaire, en regard du point vers lequel convergent toutes les anses du peloton de la synapsis. Ensuite, les filaments grandissent et se répandent dans le cytoplasma, les pseudochromosomes se gonflent et forment un amas qui devient régulier et constitue le Nebenkern.

Popoff admet que cet élément « n'est pas une formation spéciale, mais un stade intermédiaire de la transformation des pseudochromosomes ». Mais pour lui, les pseudochromosomes, comme les « Chromidialfädchen » représentent la substance chromatique extranucléaire, la substance chromidiale de **Hertwig** et de **Goldschmidt**. **Popoff** en conclut que « le Neben-

kern (idiozome, idiozomrest, etc.) et les pseudochromosomes (erchoplasma, ergastoplasma, etc.) dans les cellules sexuelles mâles de l'*Helix pomatia* ne sont que des stades de l'évolution des chromidies (mitochondries et chondriomites) ». On a l'impression que cet auteur est peut-être un peu hatif dans ses conclusions hardies, surtout lorsqu'on le voit identifier à ces formations prétendues chromidiales les « Osmiumnetzte » des cellules ganglionnaires. J'ai déjà parlé d'ailleurs de la théorie chromidiale à propos des recherches de Wassilieff. Quoi qu'il en soit, il ressort nettement du travail de Popoff que l'origine du Nebenkern doit être cherchée dans ces formations cytoplasmiques granuleuses ou filamenteuses qu'il nomme chromidies, et que nous continuerons de nommer mitochondries; et que les hypothèses tendant à faire dériver cet élément du fuseau achromatique sont inexactes.

C'est à ces mêmes conclusions que m'ont conduit mes observations personnelles sur les mitochondries et le Nebenkern d'*Helix* et d'*Arion*.

Les spermatocytes de ces deux Mollusques traités par le peroxyde d'osmium, puis par le pyrogallol, montrent des mitochondries en grains isolés, colorés en gris pâle, et un Nebenkern dont les éléments sont fortement teintés en noir (Pl. XX, fig. 27). La méthode de Sjövall, lorsqu'elle est réussie, colore en noir intense (Pl. XX, fig. 28) les mitochondries et le Nebenkern. Il en est ainsi avec la méthode de Benda (Pl. XX, fig. 29 à 38). Enfin, si l'on isole des spermatocytes dans le sérum au chlorure de manganèse additionné de violet dahlia ou de violet de gentiane, les mitochondries se colorent assez rapidement en lilas, tandis que le Nebenkern reste quelquefois plus longtemps avant de se colorer. Il subit facilement des altérations de forme, gonflement, vacuolisation, étirement, qui lui donnent l'aspect caractéristique des figures myéliniques (Pl. XX, fig. 26). Malheureusement, il est assez difficile de réussir avec la glande génitale des Gastéropodes les frottis qui m'ont donnés de si heureux résultats avec les testicules d'Insectes, et sur lesquels on peut étudier si facilement l'action des réactifs dissolvants. Aussi n'ai-je pu m'assurer, par ce procédé, des propriétés

microchimiques du Nebenkern; il m'a semblé pourtant qu'il était beaucoup plus facilement altéré que les mitochondries environnantes par les solvants des graisses; les mitochondries résistent parfaitement à ceux-ci, et j'ai noté qu'un spermatozoïde d'Arion traité après dissociation par l'alcool et le chloroforme et coloré par la méthode de Mallory montre les deux cordons mitochondriaux se colorant par la fuchsine acide avec énergie.

Voyons quelle peut être l'évolution de l'appareil mitochondrial dans la lignée spermatique de l'*Arion rufus*. Les spermatogonies montrent des mitochondries en grains isolés assemblées à une extrémités de la cellule, contre le noyau. Ce sont bien les cytomicrosomes de v. La Valette Saint-George, et il faut bien dire que l'origine de ces éléments est encore très obscure; mais je n'ai jamais vu un seul aspect, sur des pièces vivantes ou seulement bien fixées, qui permette de conclure à leur origine nucléaire. Les mitochondries semblent bien être ici, comme chez les Insectes et les autres organismes, des granulations essentiellement cytoplasmiques. Au moment de la mitose des spermatogonies, ces microsomes se répartissent entre les cellules filles sans donner lieu à aucune figure spéciale. Dans les spermatocytes de premier ordre, les mitochondries se réunissent en chaînettes qui deviennent bientôt de petits filaments lisses et assez courts (Pl. XX, fig. 29); c'est à ce moment, je crois, que se différencient les éléments du Nebenkern, par gonflement de quelques-uns de ces chondriomites (Pl. XX, fig. 30, 31 et 32). Je n'ai pas vu si le nombre de ces éléments nouveaux, pseudochromosomes des auteurs, est constant et égal à douze, comme le pensait Platner; mais de toute façon ils se réunissent bientôt autour d'un espace clair, ce qui donne sur les coupes l'aspect caractéristique d'un anneau discontinu. Cet anneau est le Nebenkern; mais, en réalitité, cet élément est une sphère creuse, dont la surface est constituée non par des « pseudochromosomes » filamentaux, comme les décrivent presque tous les auteurs, mais par de petites calottes sphériques de faible courbure, qui, vues de profil, donnent l'image d'un bâtonnet courbé, et vues de face, celle d'un petit cercle dont le bord est plus coloré que le centre. Lorsqu'on examine cette sphère en

coupe optique, on voit souvent en son centre un corpuscule moins coloré et l'on est tenté d'assimiler l'ensemble à la sphère attractive contenant le centrosome; mais on peut généralement s'assurer que cet aspect est dû à une illusion d'optique : soit frange de diffraction, soit mise au point inexacte de l'un des « pseudochromosomes » d'une des faces de la sphère, soit enfin légère condensation protoplasmique due à l'action du réactif. On peut s'assurer d'autre part, si l'on observe ce fait dans la spermatide, que les deux centrosomes se trouvant aux deux extrémités du filament axial ne peuvent être en même temps à l'intérieur du Nebenkern (Pl. XX, fig. 36); et ainsi se trouve contredite l'hypothèse de **Platner**. Il est pourtant un fait auquel **Platner** attachait une grande importance : le groupement des pseudochromosomes autour de chaque centrosome pendant la cytodiérèse. Ce fait a été nié énergiquement par **Bolles Lee**, qui, sur plusieurs milliers d'observations, ne l'a jamais observé chez l'*Helix*. Mlle **Loyez**, chez *Arion rufus*, a retrouvé les figures de **Platner** pendant la division des spermatocytes et a bien voulu me communiquer ses préparations (Pl. XX, fig. 33). On voit à chaque pôle du fuseau quelques-unes des plaquettes du Nebenkern qui semblent rayonner autour du centromose. Mais cela prouve simplement, comme la division de la masse mitochondriale chez les Insectes, que les éléments cytoplasmiques sont soumis comme les éléments nucléaires au champ de force polaire.

Dans la spermatide, on retrouve les mêmes éléments que dans le spermatocyte : mitochondries et noyau accessoire sphéruleux (Pl. XX, fig. 35 et 36). Mais le noyau, très réduit, prend l'aspect d'une calotte qui occupe un des pôles de la cellule; dans sa concavité se trouve logé le centrosome proximal; le centrosome distal, relié au premier par le filament axile, occupe l'autre extrémité de la spermatide qui s'allonge progressivement (Pl. XX, fig. 37); les mitochondries sont massées aux environs du noyau, tandis que le Nebenkern s'éloigne de celui-ci; puis, l'allongement de la spermatide continuant, les mitochondries se trouvent resserrées contre le filament axial, tandis que le Nebenkern se désagrège, et que ses plaquettes chromatiques ou pseudochromosomes s'échelonnent le long de la queue du sper-

matozoïde ; les mitochondries finissent par se souder et par former deux filaments parallèles, très colorables, roulés en hélice autour du filament axial, et constituant le segment moyen du spermatozoïde; il reste alors dans la région postérieure de celui-ci, encore entourée de cytoplasma, les plaquettes du Nebenkern dissocié, et des granulations irrégulières apparues au milieu des mitochondries, colorables en gris par l'acide osmique, mal colorables par la méthode de Benda et qui correspondent, je crois, aux granulations graisseuses décrites par **Duesberg** chez le Rat (Pl. XX, fig. 38). Je n'ai pas clairement suivi le sort de ces éléments; mais j'ai tout lieu de croire qu'ils ne jouent aucun rôle dans la structure du spermatozoïde mûr, et qu'ils sont expulsés avec le plasma résiduel.

D'après ces faits, et d'après les recherches de **Prenant** et de **Popoff**, on voit que chez les Mollusques gastéropodes l'appareil mitochondrial du spermatocyte est primitivement constitué par des mitochondries isolées ou filamenteuses, dont les unes se transforment en « pseudochromosomes » qui par leur ensemble forment un Nebenkern qui ne me semble plus jouer de rôle actif dans la biologie du spermatozoïde ; dont quelques autres donnent naissance, directement ou indirectement, à des granulations graisseuses destinées à être rejetées; et dont les dernières enfin forment dans le segment moyen du spermatozoïde un double filament spiral, absolument comparable à celui des Mammifères, tel qu'il a été décrit dans le type I.

VI. — Type IV. A.

La transformation partielle ou totale des mitochondries en granulations deutoplasmiques, le plus souvent de nature grasse, s'observe dans la spermatogenèse de certains organismes dont les cellules mâles étant de grandes dimensions, se rapprochent des œufs par leur structure, et dans l'oogenèse de presque tous les organismes.

Nous étudierons d'abord l'appareil mitochondrial des cellules mâles chez les Batraciens anoures (*Bombinator*, *Rana* etc.), et chez les Myriapodes (*Lithobius* et *Scolopendra*).

Benda (1903) a étudié le spermatogenèse de *Rana esculenta* et de *Bombinator*; chez ce dernier Batracien, les mitochondries forment une grosse masse compacte et étoilée, le « corps chondriogène », généralement en regard d'une invagination de la paroi nucléaire au fond de laquelle on trouve le centrosome. Le « Chondriogenkörper » est formé par des mitochondries granuleuses ou filamenteuses, et renferme de gros globules internes, irréguliers. Pendant la transformation de la spermatide en spermatozoïde, **Benda** observe un court filament spiral d'origine mitochondriale. **Bromann** n'avait vu à sa place qu'un corps allongé.

Champy (1909) reprend l'étude de la spermatogenèse du *Bombinator*; il montre que chez ce Batracien les mitochondries de la spermatogonie peuvent être « dispersées dans tout le protoplasma sous forme de chaînettes ou sous forme de diplocoques », ou bien être groupées en un corps mitochondrial situé autour de la sphère, ou indépendant de celle-ci. Mais, au milieu de ces mitochondries, **Champy** observe les globules décrits par **Benda**, « corps colorables, dit-il, comme les nucléoles du noyau » et « souvent formés, comme ceux-ci, de deux sphères enchâssées l'une dans l'autre, l'une étant plus acidophile que l'autre ». **Champy** compare d'ailleurs les mitochondries cytoplasmiques aux grains chromatiques du noyau; aussi nomme-t-il les boulettes cytoplasmiques d'aspect nucléolaires corps *plasmopyrènes*, signifiant par là que ce sont de véritables nucléoles du cytoplasma.

Quelle que soit la nature de ces corps plasmopyrènes, les spermatocytes du *Bombinator* montrent un fait nouveau : apparition au milieu des mitochondries de boulettes chromophiles *qui ne formeront pas de Nebenkern* et qui semblent être un produit de l'activité de ces mitochondries, un élément deutoplasmique bon tout au plus à servir de réserve; et, par là, le spermatocyte du *Bombinator* se rapproche beaucoup d'un *oocyte* en général. Nous retrouvons le même fait chez les Myriapodes.

La spermatogenèse des Myriapodes a été surtout étudiée chez les Chilopodes : *Lithobius* et *Scolopendra*.

Prenant (1887) décrit dans le cytoplasma abondant des

spermatocytes de *Scolopendra morsitans* et de *Lithobius forficatus* un agencement particulier du réticulum cytoplasmique qui forme quelques travées épaisses et contournées, dont l'ensemble constitue un élément semblable à un Nebenkern. **Prenant** remarque que l'origine de ce corps concorde avec les observations de **v. La Valette Saint-George** qui le fait dériver d'un agencement particulier des cytomicrosomes; mais il ne recherche pas si ceux-ci dérivent du fuseau achromatique, et il se borne à constater que le Nebenkern constitué est tout à fait indépendant du fuseau et n'en dérive jamais directement, car il a pu suivre les transformations du « reste fusorial ».

Au moment de la transformation de la spermatide en spermatozoïde, « le réticulum cytoplasmique s'agence en ligne de grains; et, à un stade qui paraît consécutif à ce premier état, ces lignes se disposent d'une manière hélicoïdale ». Ceci se passe dans le prolongement de la spermatide, autour d'un filament axial, et peut être considéré comme l'origine de la spire et du filament du spermatozoïde (Fig. XLVII).

Fig. XLVII. — Spermatide de *Scolopendra*, d'après **Prenant** montrant l'ébauche du filament spiral.

Les frères **Bouin** (1899) décrivent dans les petites spermatogonies de *Lithobius forficatus* des filaments fortement colorés en noir par l'hématoxyline ferrique, et des taches grises arrondies ou irrégulières; ils discutent sur l'origine de ces filaments chromophiles, se demandant si ce sont des parties différenciées du réseau cytoplasmique, comme le pensait **Prenant**, ou si ce sont des formations spéciales; ils sont souvent flexueux, et s'entrecroisent en tous sens; on les voit fréquemment distribués autour du noyau en lignes concentriques. Dans les spermatogonies moyennes, les filaments « semblent être constitués par des granulations très petites disposées les unes à côté des autres, et très fortement colorées en noir par l'hématoxyline ». Puis les filaments se dissocient, et les auteurs comparent

les granulations qui les constituent aux mitochondries de **Benda**. Pourtant, les filaments chromophiles sont pour les frères **Bouin** des formations ergastoplasmiques; ils décrivent l'enroulement de celles-ci en boulettes filamenteuses ou « corps paranucléaires », qui se transforment bientôt en masses vitreuses et irrégulières jouant probablement le rôle de corps de réserve. Ceux-ci, très abondants dans les grosses spermatogonies, disparaissent pendant la prophase de la cytodiérèse.

Meves et **Korff** (1901) écrivent que, dans les spermatocytes de premier ordre de ce même Chilopode, « la substance cellulaire renferme des sortes de grains irréguliers qui se colorent en noir par l'hématoxyline », et pensent que ce sont les mêmes que ceux décrits par **Prenant** et les frères **Bouin**. Ces grains chromophiles, disent-ils, « sont vraisemblablement, avec les cytomicrosomes décrits par **v. La Valette** dans les cellules testiculaires, identiques aux mitochondries de **Benda** ». **Meves et Korff** observent que, pendant la mitose, les nucléoles sont expulsés du noyau dans le cytoplasma, et se joignent ainsi aux éléments figurés d'origine mitochondriale. En 1903, **Meves** donne une très bonne figure d'un spermatocyte de *Lithobius forficatus* montrant les mêmes détails; et, en 1905, **P. Bouin** admet définitivement que les filaments ergastoplasmiques des spermatocytes de *Scolopendra* sont bien identiques aux mitochondries de **Benda**. Leur origine, pourtant, n'est pas encore élucidée. **Bouin** pense qu'ils existent déjà dans la spermatogonie, et qu'ils peuvent s'accroître énormément; dans les spermatocytes ils deviennent courts et épais, s'incurvent, dessinent des boucles, des anses, ou des anneaux; ils peuvent se dissocier dans tout le cytoplasma au cours de la croissance du spermatocyte.

J'ai étudié les spermatocytes de *Lithobius forficatus*, et j'ai obtenu de très bonnes préparations en colorant par l'hématoxyline ferrique et par l'orange, après fixation et chromisation par le liquide de Zenker. Le cytoplasma de ces éléments cellulaires contient un grand nombre de fines granulations le plus souvent réunies en amas irréguliers ou en chaînettes; quelques-uns de ces amas sont assez volumineux, irréguliers, et forment des

masses compactes dans lesquelles on ne distingue bientôt plus trace des mitochondries agglomérées qui les ont formées; ce sont là les globules décrits par les frères **Bouin**. Il semble bien, lorsqu'on examine les coupes de ces spermatocytes, que les mitochondries isolées, ou les chondriomites s'agrègent puis se transforment en boulettes deutoplasmiques qui sont peut-être des substances de réserves; phénomène qui se rapprocherait, comme on le verra plus loin, de l'élaboration du vitellus dans un certain nombre d'œufs (Fig. XLVIII). Telle est d'ailleurs l'opi-

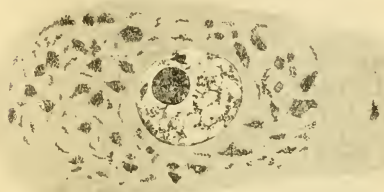


Fig. XLVIII. — Spermatocyte de *Lithobius forficatus*, liquide de Zenker, hématoxyline.

nion de **Blackmann** (1905), qui insiste sur la grande ressemblance que présentent avec des oocytes, les spermatocytes de *Scolopendra* arrivés au terme de leur croissance. Cet auteur remarque en effet que les spermatocytes de grande taille, avec tout leur appareil cytoplasmique, sont placés dans les mêmes conditions physiologiques que des oocytes et doivent avoir comme ceux-ci des réserves nutritives.

Le cas des cellules mâles des Chilopodes nous permet donc de passer sans transition à l'étude de l'appareil mitochondrial de l'œuf; et c'est encore chez les Myriapodes que nous trouverons les exemples les plus simples de participation de l'appareil mitochondrial à la formation des réserves vitellines. Nous verrons ensuite comment ces phénomènes se compliquent dans l'oogenèse d'autres organismes par la présence d'un corps vitellin ou Dotterkern.

Chez les Chilopodes, j'ai étudié les variations de l'appareil

mitochondrial de l'œuf de *Lithobius forficatus* et j'ai pu constater que l'évolution de celui-ci était tout à fait parallèle à celle de l'appareil mitochondrial du spermatocyte de la même espèce. Le protoplasma des jeunes oogonies renferme un grand nombre de mitochondries bien visibles à l'état frais sous la

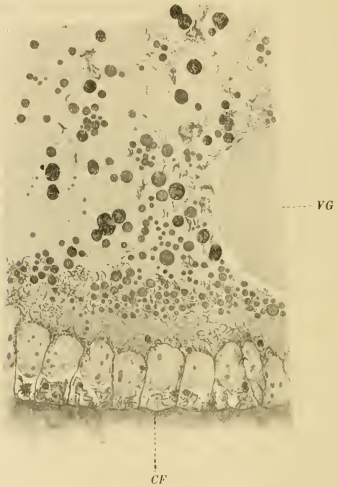


Fig. XLIX. — *Pyrrhocoris apterus*. Coupe d'un oocyte montrant les globules vitellins et les mitochondries. — *VG*, vésicule germinative; *CF*, cellules folliculaires avec mitochondries (Henneguy).

forme de grains réguliers, légèrement réfringents et un peu inférieurs à un micron, quelque fois réunis en courtes chaînettes de 3 à 4 μ. de longueur. Ces mitochondries, qui se colorent par les méthodes de Benda et de Regaud, sont également réparties dans tout le plasma de la jeune oogonie. Lorsque celle-ci se développe, les mitochondries augmentent de nombre, peut-être aussi par allongement et fragmentation des

filaments et des chaînettes; puis un certain nombre de ces mitochondries se réunissent en masses épaisses (Pl. XXI, fig. 8), irrégulières, de volume variable, qui apparaissent sur les coupes comme des taches colorées avec intensité. Ces amas de mitochondries semblent subir une transformation d'ordre chimique, car ils deviennent beaucoup plus réfringents et forment bientôt des masses graisseuses qui entreront dans la composition du vitellus de l'œuf, ainsi que des sphères de colorabilité différente qui paraissent se former au sein du cytoplasma.

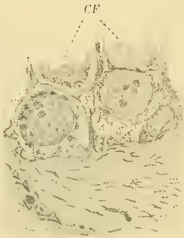


Fig. L. — *Pyrrhocoris apterus*. Coupe dans le pédoncule de l'œuf; les chondriomites sont orientées parallèlement (**Henneguy**).

Un processus analogue se retrouve dans la formation du vitellus chez un assez grand nombre d'organismes appartenant à des groupes zoologiques différents.

Chez le *Pyrrhocoris apterus*, **Henneguy** a coloré les mitochondries de l'œuf; elles apparaissent dans le cytoplasma, entre les globules vitellins lorsque ceux-ci commencent à se développer, comme des granulations agrégées en petites masses ou des filaments contournés; dans le pédoncule de l'œuf ces éléments sont alignés en séries parallèles comme on peut le voir sur les figures XLIX, L et LI que mon maître a bien voulu me communiquer et qui montrent également les mitochondries dans les cellules folliculaires.

Chez les Échinodermes, les frères **Bouin** (1898) ont décrit des filaments chromatiques qui se forment aux dépens du réseau cytoplasmique de l'oocyte. Ces filaments prennent pendant la croissance une orientation radiaire, puis se divisent en fibrilles qui se groupent elles-mêmes en amas. Enfin ces fibrilles, qui sont des chondriomites de **Benda**, se gonflent, formant des bâtonnets qui se fusionnent et donnent ainsi des « corps paranucléaires », semblables à ceux des spermatocytes des Chilopodes. Ceux-ci se fragmentent ensuite en « corpuscules paranu-

cléaires » et disparaissent après avoir perdu leur colorabilité, *au moment où apparaissent les globules vitellins*. Les frères **Bouin** comparent ces éléments à des corps vitellins, en rapprochant leurs figures de celles de **Jatta** (1882) et de **Mead** (1897), et tout en montrant qu'ils ne constituent pas à proprement parler un Dotterkern, corps dont l'existence a été niée chez les Échinodermes par **Hertwig**, **Fol** et **Cuénot**. Ils identifient les fila-

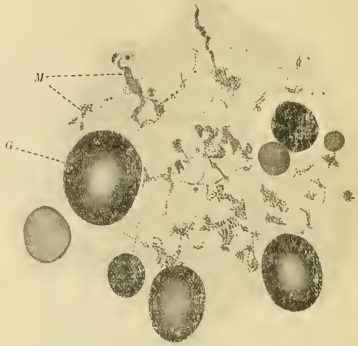


Fig. LI. — *Pyrrhocoris apterus*, fragment du vitellus d'un œuf plus avancé. — *M*, mitochondries; *G*, globules vitellins (**Henneguy**).

ments chromatiques aux filaments ergastoplasmiques des cellules mères du sac embryonnaire des Liliacées (**P. Bouin**, 1898) et rappellent que chez *Lilium candidum*, *Fritillaria imperialis*, etc., ils ont également observé la formation de corps paranucléaires aux dépens de cet ergastoplasma que **Bouin** homologue lui-même, en 1905, aux mitochondries de **Benda**. Les microsomes décrits par **Wilson** (1899) dans l'œuf d'*Ophiura*, d'*Arbacia*, etc., ne seraient-ils pas eux aussi des cytomicrosomes ou mitochondries?

Chez les Mollusques gastéropodes, **Ancel** (1902) décrit un grand nombre de microsomes chromophiles dans le cytoplasma

des jeunes spermatocytes d'*Helix*. Il voit ces microsomes se réunir en filaments colorables en violet par la méthode de Flemming, et constituer ainsi à la périphérie de l'oocyte une zone fibrillaire. Pendant la période de croissance, les filaments chromatiques, qui correspondent toujours aux chondriomites, s'épaississent et forment des bâtonnets qui donneront eux-mêmes naissance à des boules deutoplasmiques.

Chez les Tuniciers, **Loyez** (1909) décrit des mitochondries et des chondriomites dans le cytoplasma des jeunes oocytes, ainsi que des « nucléoles cytoplasmiques ». Chez *Ciona intestinalis*, les mitochondries sont réunies dans les jeunes oocytes autour de la vésicule germinative; à un stade plus avancé, elles forment des filaments plus ou moins enchevêtrés ou même disposés en réseau; ces filaments ou chondriomites se résolvent bientôt en granulations sphériques qui augmentent de volume peu à peu, et prennent un aspect vésiculeux, les plus grosses d'entre elles montrant au centre un espace clair et non colorable par la méthode de Benda. Ces mitochondries vésiculeuses restent groupées en amas plus ou moins réguliers, puis se fusionnent et se transforment en globules homogènes, colorables, qui deviennent eux-mêmes les sphères vitellines définitives. Il y a donc ici transformation directe des mitochondries en éléments vitellins. Il en est de même chez *Ascidia mentula* et *Molgula socialis*.

Chez les Cynthidées au contraire (*Cynthia tetraedra* et *C. morus*) les éléments vitellins apparaissent indépendamment des mitochondries, que l'on retrouve jusqu'aux stades avancés entre ces mêmes globules vitellins; chez ces organismes, le rôle de l'appareil mitochondrial dans la vitellogenèse reste donc obscur. **Bluntschli** (1904), qui a étudié à ce sujet *Cynthia microcosmus*, admet pourtant la réalité de ce rôle. Il décrit dans l'oocyte des microsomes ou mitochondries qu'il colore par diverses méthodes, et qui peuvent former des filaments ou chondriomites, dont l'ensemble constitue autour de la vésicule germinative une couche filamenteuse et stratifiée. Il identifie ces filaments mitochondriaux à l'ergastoplasma de **Bouin** et **Ancel**, et s'élançant dans le domaine de la spéculation, il

expose l'utilité d'une « plasmochromatine » correspondant à la karyochromatine, expression objective de l'égalité des droits du cytoplasma et du noyau. **Bluntschli** observe des mitochondries agrégées en amas épais, comme les auteurs précédents en ont observés, et il considère ces masses chromatiques comme équivalentes au corps vitellin ou Dotterkern.

Chez les Mammifères enfin les recherches de **Van der Stricht** (1904-1909) et celles de ses élèves **Lams** et **Doorme** (1907) sont une très importante contribution à l'étude du rôle des mitochondries dans le développement de l'œuf.

Van der Stricht en 1905, dans la première partie de son mémoire sur la structure de l'œuf des Mammifères, a montré l'existence de cytomicrosomes qu'il compare aux mitochondries, et de pseudochromosomes qui jouent le rôle principal dans la formation du vitellus; il insiste sur ce fait que le corps vitellin proprement dit, sur lequel nous reviendrons plus loin d'ailleurs, n'est pas autre chose que le corpuscule central entouré de la sphère, c'est-à-dire le centrosome au sens de **Boveri**. Les mitochondries et les pseudochromosomes peuvent se grouper autour de cet élément, mais n'ont aucun rapport génétique avec lui. En 1909, dans la troisième partie de cet important travail, **Van der Stricht** reprend l'étude de ces formations cytoplasmiques dans l'oocyte de la Chauve-souris (*Vespertugo noctula*). Dans les jeunes oocytes, dit-il, on observe vers la périphérie du vitellus un ou plusieurs amas volumineux, de forme plus ou moins arrondie, ovalaire ou étirée, se colorant en violet foncé par l'hématoxyline ferrique comme les mitochondries. Il en conclut, comme en 1905, que ce sont des condensations de mitochondries et de chondriomites, qui ne correspondent pas aux corps vitellins de **Balbiani**, et se transforment bientôt en pseudochromosomes onduleux ou en masses mitochondriales plus volumineuses. Celles-ci deviennent bientôt homogènes et l'on n'y voit plus aucune trace de structure, aucune trace des mitochondries primitives. Quelquefois pourtant, des vacuoles apparaissent dans ces masses, et **Van der Stricht** en conclut que ces corps mitochondriaux « élaborent une sorte de suc hyalin » qui « prend incontestablement une

part active à la formation du deutoplasma clair éparpillé dans tout le cytoplasma sous forme de vésicules claires ». D'autre part, ces masses épaisses, comme les pseudochromosomes, transformées en « boyaux vitellogènes », se désagrègent ultérieurement en éléments mitochondriaux, et en masses moins colorables, sortes de boyaux vitellins plus pâles. « Il est possible, dit **Van der Stricht**, que le substratum homogène des amas vitellogènes, après désagrégation des cytomicrosomes spécifiques, intervienne dans la genèse d'une partie constituante spéciale du vitellus »; mais il ajoute que cet aspect est peut-être dû à l'action irrégulière et inégale du réactif fixateur. Aux stades suivants, les granulations mitochondriales provenant de la désagrégation des boyaux, grossissent un peu et deviennent globuleuses ou vésiculeuses; elles forment quelquefois des chondriomites annulaires, et **Van der Stricht** peut les définir : « des cytomicrosomes capables d'évoluer ». Si ces divers processus ne sont pas encore bien connus, on peut quand même affirmer que pendant l'oogenèse, chez *Vesperugo noctula*, les variations des mitochondries sont en rapport avec la formation du vitellus. Il en est de même pour le développement de l'œuf de la Femme. Les observations de **Lams** et **Doorme** (1907) chez la Souris et le Cobaye confirment ces conclusions. Ces auteurs admettent en effet que dans l'oocyte de la Souris blanche les mitochondries résultent de la désagrégation des pseudochromosomes et des boyaux vitellogènes, et que le vitellus de l'œuf est constitué, comme **Sobotta** l'avait vu en 1895, par l'ensemble des éléments mitochondriaux et des boulettes graisseuses qui leur sont associées. Les mitochondries. disent-ils, interviennent pendant l'oogenèse dans la formation du deutoplasma, comme elles interviennent pendant la spermatogenèse dans le développement du spermatozoïde. Chez le Cobaye les phénomènes sont à peu près semblables, mais on voit les mitochondries former une couche dense autour du corps vitellin proprement dit qui, pour ces auteurs, comme pour **Van der Stricht**, représente le centrosome, et présente une évolution tout à fait indépendante de celle de l'appareil mitochondrial.

Enfin **Russo** (1909) décrit chez la Lapine des mitochondries

disséminées dans tout le cytoplasma, ou formant des amas qui rappellent les figures de **Lams et Doorme**.

VII. — Type IV. B.

Dans tous les exemples qui viennent d'être cités de participation des mitochondries à l'élaboration du vitellus, nous avons vu ces éléments répartis sous forme de cytomicrosomes dans tout le cytoplasma de l'oocyte, et s'agrégeant ensuite avant de se transformer en éléments deutoplasmiques. Les oocytes de *Lithobius*, de *Ciona* et d'*Helix* montrent ce schéma d'une manière particulièrement nette. Dans les cas suivants, les mitochondries sont au contraire groupées primitivement en une masse dite « vitellogène » et improprement dénommée quelquefois *corps vitellin*. Cette disposition se trouve particulièrement réalisée chez quelques Myriapodes chilopodes : *Geophilus longicornis* et *G. carpophagus*; et Chilognathes : *Polyxenus lagurus*, *Polyzonium germanicum*, *Blaniulus guttulatus*, *Julus*, etc., et c'est par ces organismes que nous commencerons son étude.

Balbiani (1864 et 1865) a fait connaître quelques détails sur la structure des éléments cytoplasmiques de l'œuf des Géophiles, détails déjà observés par **Lubbock** (1861) et sur lesquels **Balbiani** revient avec plus de détails dans une note publiée en 1883. Il s'agit d'éléments particuliers se présentant sous forme de masses granuleuses, de boudins contournés ou de boulettes renfermant quelquefois des vacuoles, et que **Balbiani** considère comme l'équivalent du noyau vitellin ou Dotterkern. Ce noyau vitellin apparaît dans les jeunes oocytes comme une calotte sombre appliquée contre la vésicule germinative; cette calotte s'épaissit, se contourne, se transforme en une masse pelotonnée qui se segmente ensuite. **Balbiani** décrit de curieuses structures en forme de canal et pense que la vésicule germinative joue un rôle dans la constitution de ces éléments; mais peut-être ne sont-ce là que des artefacts dus à l'emploi de l'acide acétique faible. Quant à l'opinion qui consiste à voir dans ce Dotterkern l'origine des cellules folliculaires, nous ne pouvons plus nous y arrêter aujourd'hui. **Bal-**

biani a d'ailleurs abandonné lui-même cette hypothèse dans son important mémoire de 1893, et admet que le Dotterkern de l'œuf est l'équivalent du Nebenkern des spermatocytes et représente le centrosome. Il le figure chez *Geophilus* et chez *Lithobius*, et observe une sorte de dégénérescence graisseuse de cet élément dont l'origine serait nucléaire, et qui jouerait un rôle important dans la formation du vitellus.

Chez les Chilognathes, **Heatcote** (1886) décrit dans l'oocyte de *Julus terrestris* une zone périphérique granuleuse qu'il nomme anneau vitellin, et au sein duquel apparaissent les premiers éléments du vitellus ovulaire; mais il ne discute pas la nature de cette formation que **Neméc** (1897) décrit avec soin chez *Polyzonium germanicum* et *Blaniulus guttulatus*. Cet auteur voit apparaître dans les très jeunes oocytes une ou plusieurs petites masses granuleuses accolées extérieurement à la membrane de la vésicule germinative. Ces masses grossissent peu à peu et forment bientôt une calotte qui embrasse plus ou moins complètement la vésicule germinative, puis s'en éloigne, et forme une couche superficielle assez épaisse, à double contour nettement délimité, correspondant à l'anneau vitellin de **Heatcote**. Celui-ci se désagrège au moment de la formation du vitellus. **Neméc** identifie cette masse granuleuse au Dotterkern de **Balbiani**, mais il la considère plutôt comme un élément de réserve, et n'admet pas la seconde hypothèse de **Balbiani** qui consiste à l'homologuer à la sphère attractive; en effet **Neméc** décrit un petit corpuscule, souvent entouré de radiations, qui siège à côté de la vésicule germinative (Fig. LII), et qui, très distinct pendant les premiers stades du développement de l'oocyte, devient peu à peu invisible pendant la croissance de celui-ci et ne peut plus être observé pendant la formation du vitellus. Ce corpuscule n'est pas autre chose que le corpuscule central entouré de sa sphère attractive. Le Dotterkern n'est donc ici qu'une masse vitellogène au sens de

Fig. LII. — *Blaniulus guttulatus*. Oocyte montrant la masse vitellogène et le centrosome (d'après **Neméc**).

Van der Stricht. Bisogni (1895) décrit dans l'œuf de *Scutigera coleoptrata* un corps vitellin en forme de ruban granuleux, colorable en brun par l'acide osmique; il ne s'occupe pas de l'origine de cet élément.

Lécaillon (1902) a signalé dans une note préliminaire l'existence d'une masse vitellogène chez *Polyxenus lagurus*. « Dans le cytoplasma ovulaire, dit-il, apparaît de très bonne heure une matière différenciée spéciale que je désignerai simplement sous le nom de *substance cytochromatique*. Elle augmente très rapidement en quantité, de manière à occuper bientôt une très grande partie de l'œuf. Elle se présente sous des formes assez diverses suivant les différents œufs et les différents stades d'un même œuf. Le plus souvent elle revêt la forme d'un long boyau entourant plus ou moins complètement la vésicule germinative. » **Lécaillon** identifie cette substance aux masses granuleuses décrites par **Nemec** et correspondant au corps vitellin de **Balbiani**, mais il réserve de se prononcer sur cette question dans un travail plus complet. Je dois à l'obligeance de M. **Lécaillon** d'avoir vu ses préparations, et j'ai pu constater l'aspect finement granuleux de ces masses cytoplasmiques bien colorées par le glychémalun après fixation par le liquide de Zenker et renfermant quelquefois de petites vacuoles pâles.

Le corps vitellin ou la substance cytochromatique des œufs de Myriapode a toujours été décrit comme une masse granuleuse. Quelle est la nature de ces granulations, et quel est leur rôle dans la formation du vitellus? C'est ce que j'ai essayé de voir chez *Julus*. L'espèce que j'ai étudiée et que j'avais d'abord rapportée au *Julus terrestris* (**Fauré-Fremiet**, 1908) est malheureusement restée indéterminée; j'en avais récolté un grand nombre d'individus au mois d'avril 1908 sur la route du Paradou aux Baux, dans les environs d'Arles, appartenant tous à la même espèce. Or un fait m'a tout de suite frappé : c'est que sur les nombreux ovaires que j'ai examinés, aussi bien à l'état frais qu'après fixation par des liquides divers (de Zenker et de Benda en particulier), et quel que soit l'état de développement des œufs, j'ai constaté que chez certains individus le cytoplasma des oocytes renfermait, comme chez *Lithobius forficatus*, des

mitochondries isolées ou groupées en courtes chaînettes, et des granulations graisseuses, tandis que chez les autres ces mêmes mitochondries se trouvaient réunies en une masse compacte identique à celles décrites par **Nemec** et **Lécaillon**. Ces différences individuelles, dont la raison m'échappe, montrent qu'il n'y a aucune différence fondamentale entre le corps vittellin de Balbiani *tel qu'il se présente chez les Myriapodes* et les mitochondries, cytomicrosomes ou pseudochromosomes, décrits plus haut dans les oocytes de différents organismes.

Dans les très jeunes oocytes de *Julus*, j'ai vu de fines granulations bien colorables par l'hématoxyline après fixation au Zenker, et également réparties dans tout le cytoplasma. Au milieu de ces microsomes, qui présentent l'aspect et les réactions des mitochondries, j'ai vu quelquefois un grain plus colorable par l'hématoxyline, entouré d'une très petite auréole pâle, et situé contre le noyau, généralement devant une dépression de sa membrane. Certains aspects semblent indiquer un centrosome, mais je ne l'ai pas observé assez souvent pour pouvoir affirmer cette supposition, d'ailleurs vraisemblable. Pendant la croissance de l'oocyte, les mitochondries paraissent se multiplier (Pl. XXI, fig. 1 et 2), et forment souvent des chaînettes et des filaments emmêlés; mais lorsque le cytoplasma commence à prendre un développement considérable (Fig. LIII), les cytomicrosomes se réunissent en une masse compacte et granuleuse située contre la vésicule germinative. Cette masse s'accroît, et englobe la vésicule presque complètement; mais on voit sur les coupes qu'il reste un petit espace cytoplasmique entre la masse mitochondriale et la membrane nucléaire. Aux stades ultérieurs, cette sorte de coiffe s'élargit et s'éloigne peu à peu de la vésicule germinative; elle atteint bientôt la région périphérique de l'oocyte (Fig. LIV) et correspond alors à l'anneau vitellin de **Heatcote**. Puis elle se désagrège au

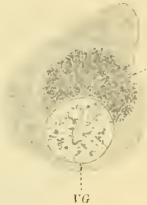


Fig. LIII. — Oocyte de *Julus* montrant la masse vitellogène *M* formée de mitochondries, et la vésicule germinative *VG*.

moment où se forme le vitellus. Telle est, dans ses grandes lignes, l'évolution de l'appareil mitochondrial telle que je l'ai constatée chez certains individus. Voyons maintenant quelles sont ses variations intimes.

Dans les jeunes oocytes, les mitochondries, disposées en grains isolés ou en filaments, se colorent très bien par la méthode de Benda, ou par l'hématoxyline après fixation au liquide de

Fig. LIV. — *Julus*. Oocyte plus avancé montrant l'anneau vitellin.

Zenker. Lorsqu'on examine *in vivo*, soit par transparence, soit avec l'ultramicroscope, le cytoplasma de ces oocytes, on voit qu'il est constitué par une substance fluide, homogène, dans laquelle les mitochondries apparaissent comme de petits grains réguliers, légèrement réfringents (Pl. XXI, fig. 10). Le liquide de Pictet au chlorure de manganèse et au violet dahlia permet de les colorer nettement *in vivo* (Pl. XXI, fig. 9). Enfin un certain nombre de facteurs chimiques permettent de les altérer dans leur forme. L'eau pure agissant comme milieu hypotonique produit un gonflement rapide des chondriosomes; mais celui-ci est encore beaucoup plus net si l'on met l'oocyte dans une solution d'éther au 4/1000e (Pl. XXI, fig. 11). Les mitochondries gonflées présentent le même aspect que celles des cellules

mâles ou des Infusoires placées dans les mêmes conditions; elles apparaissent comme de petites vésicules dont la paroi présente toujours un épaississement en forme de calotte. Lorsque les mitochondries gonflées entrent en contact, leur ensemble donne une structure spumeuse ou alvéolaire comparable aux structures de **Bütschli**. Avec l'ultra microscope, elles apparaissent comme de très petites taches régulières et faiblement lumineuses, tandis que les granulations graisseuses qui commencent à se former dans le cytoplasma brillent d'un vif éclat (Pl. XXII, fig. 9).

Mais l'oocyte continue de croître, et les mitochondries commencent à se modifier. Elles deviennent en effet beaucoup moins colorables lorsqu'elles se réunissent autour de la vésicule germinative en une masse compacte. La méthode de Benda les colore faiblement, l'hématoxyline ferrique les teinte à peine. J'ai obtenu de bonnes préparations par une autre méthode, tout à fait empirique d'ailleurs, qui consiste à colorer par l'hématoxyline de Benda les pièces fixées au liquide de Zenker, à décolorer rapidement par l'alcool chlorhydrique, et à traiter plusieurs heures par une solution d'orange G fortement additionnée de formol (sans lequel l'orange ne se fixe pas), puis à donner une teinte de fond légère avec l'éosine ou la méthyléosine. Le corps mitochondrial est alors coloré en jaune grisâtre ou rosé, qui tranche bien sur le fond du cytoplasma.

Ces préparations, comme celles au Benda d'ailleurs, qui leur sont exactement superposables, montrent quelques détails qui doivent nous arrêter. D'abord, le développement de la masse mitochondriale semble être interrompu au moins une fois par un stade de désagrégation, pendant lequel les mitochondries se disposent en chaînettes ou en petits filaments lisses ayant l'aspect de pseudochromosomes faiblement colorables (Pl. XXI, fig. 2). Je ne sais à quoi correspond cet état transitoire, après lequel les cytomicrosomes se réunissent de nouveau autour de la vésicule germinative à laquelle ils forment une sorte de coiffe[1]. A ce

1. Sur les coupes, on observe très souvent la disposition en *anneau fermé*; cela dépend de l'orientation de la coupe. L'aspect en *gastrula* correspond à une coupe *longitudinale*; l'aspect en *anneau*, à une coupe *transversale* de cette coiffe mitochondriale.

moment, les mitochondries, bien que faiblement colorées, apparaissent très nettement comme des grains réguliers réunis en une masse compacte; mais on est bientôt frappé par la précision des contours internes et surtout externes de celle-ci. Généralement, l'action du fixateur a séparé le cytoplasma périphérique du chondriome, et l'on voit entre ces deux parties un espace clair limité par un contour vague et effiloché du côté cytoplasmique, par un contour net et lisse du côté mitochondrial (Pl. XXI, fig. 4); il semble même parfois que l'on perçoive une fine membrane faiblement mais nettement colorée, qui enveloperait la masse des cytomicrosomes et lui donnerait ce contour précis. Il est très difficile, d'après l'examen d'une préparation fixée, colorée et coupée, de conclure à l'existence d'une *membrane*, car il y a bien neuf chances sur dix pour que cet aspect soit une illusion d'optique ou un artefact. C'est ici que l'examen *in vivo* rend de précieux services.

Le chondriome des œufs traités par le sérum de Pictet se colore assez fortement en lilas, et devient ainsi d'une observation très facile. J'ai constaté plusieurs fois, sur des chondriomes non colorés, et mieux encore sur ceux qui étaient colorés, que l'on pouvait les isoler dans un liquide isotonique sans modifier leur aspect, tout simplement en perçant par une action mécanique quelconque la membrane vitelline de l'œuf. Mais je voyais alors que les cytomicrosomes ne se répandaient pas dans le liquide, et qu'ils étaient enveloppés par une membrane véritable, suffisamment résistante pour subir des actions mécaniques et pour se plisser et se chiffonner, ce qui la rend très apparente (Fig. LV), jusqu'au moment où, par hasard, on réussit à la rompre. Je dois ajouter cependant que cette membrane est beaucoup moins épaisse et beaucoup moins résistante que celle de la vésicule germinative par exemple.

Sur les préparations colorées par l'hématoxyline ferrique-orange ou par la méthode de Benda, on voit, dans l'épaisseur du chondriome, des granulations irrégulières, de taille variable, très fortement colorables en noir ou en violet foncé. Ces grains peuvent être dispersés au milieu des cytomicrosomes (Pl. XXI, fig. 5) ou bien former une couche irrégulière, discontinue, à la

surface interne de la membrane du corps mitochondrial (Pl. XXI, fig. 7). Ils peuvent se trouver expulsés dans le cytoplasma, peut-être à la suite d'un stade de désagrégation du chondriome (Pl. XXI, fig. 3 et 4). Ils peuvent être peu nombreux, ou si abondants, au contraire, que la masse mitochondriale tout entière est envahie par ces éléments qui peuvent confluer et former un épais réseau colorable en noir ou en violet intense, et au sein duquel il est impossible de reconnaître les mitochondries (Pl. XXI, fig. 6). Enfin, ils ne se fixent pas toujours, et lorsque le liquide de Zenker n'a pas suffisamment agi (chromisation insuffisante), on observe sur les coupes des vacuoles claires à la place de ces éléments; ce sont ces vacuoles qui ont été décrites par **Neméc**, et que M. **Lécaillon** m'a montrées sur ses préparations de l'œuf de *Polyxenus*. Il semble donc que ces grains soient de nature graisseuse, ce qui est encore attesté par leur réfringence lorsqu'ils sont observés à l'état frais; ils apparaissent comme un produit d'élaboration, comme une substance deutoplasmique qui se forme en plus ou moins grande abondance au milieu des mitochondries, c'est-à-dire aux dépens de celles-ci, ou sous l'action de celles-ci : je n'ai pu élucider ce dernier point. Quoi qu'il en soit, ces granulations graisseuses, qui peuvent être expulsées dans le cytoplasma de l'oocyte, forment bientôt des amas irréguliers qui deviennent de plus en plus nombreux et volumineux à mesure que le chondriome s'éloigne de la vésicule germinative, perd sa membrane enveloppante, et se désagrège enfin. Elles constituent un des éléments du vitellus de l'œuf. Chez les individus qui ne présentent pas de chondriome morphologiquement défini, ces granulations graisseuses apparaissent comme dans l'œuf des Lithobies, au milieu des mitochondries dispersées et peut-être par un mécanisme analogue de fusion et de transformation. Ce sont bien là, je crois, les phénomènes de dégénérescence graisseuse du corps vitellin signalés par **Balbiani**.

Fig. LV. — Chondriome d'un œuf de *Julus* isolé par dilacération; la membrane qui l'enveloppe ne s'est pas rompue et forme des plissements.

Je n'ai pas retrouvé le centrosome dans les oocytes un peu développés de *Julus*; mais il a fort bien pu m'échapper, masqué par les granulations graisseuses qui envahissent peu à peu le cytoplasma. J'ai vu quelquefois une masse particulière, située entre la vésicule germinative et le chondriome, et qui était peut-être la sphère déjà modifiée, mais je ne sais rien de précis à cet égard; je n'hésite pas cependant à adopter l'opinion de **Nemec**, et à admettre que le centrosome, s'il existe encore pendant le développement de l'oocyte, est tout à fait distinct de la masse mitochondriale, laquelle est *seule* l'homologue du corps vitellin ou Dotterkern, décrit par **Balbiani** chez les Chilopodes. Mais, d'après mes recherches, ce corps vitellin est un corps mitochondrial, qui joue un rôle dans la formation du vitellus, tout comme le chondriome diffus de l'œuf de la Lithobie, des Tuniciers ou des Mammifères. On devrait alors lui réserver le nom de masse vitellogène qui a été employé par **Lams** (1898) dans un cas très voisin de celui que nous venons d'étudier, celui de l'œuf de Grenouille. Mais avant de résumer ses observations, nous devons dire quelques mots des recherches de **Jatta** et de **Van Bambeke** sur l'œuf d'une Araneïde, *Pholcus phalangioïdes*, qui présente un corps vitellin identique à celui décrit par **Nemec**, par **Lécaillon** et par moi chez les Chilognathes.

Jatta (1882) a étudié les œufs de *Pholcus phalangioïdes* colorés *in toto* par le carmin ammoniacal, et décrit un noyau vitellin bien colorable, granuleux, et disposé en boudin contourné ou en calotte autour de la vésicule germinative. **Balbiani** (1873) n'avait pourtant constaté chez cette espèce aucune trace de vésicule embyogène; mais **Sabatier** (1883), en employant le carmin de Beale et la glycérine phéniquée, y « distingue souvent le noyau vitellin comme une masse protoplasmique granuleuse plus ou moins voisine de la vésicule germinative ». **Van Bambeke** (1898) a repris l'étude de l'œuf de cette Araignée, et lui a consacré un très important travail.

Van Bambeke a utilisé des pièces fixées par le liquide d'Hermann ou par une solution aqueuse de sublimé. Dans le premier cas, les coupes étaient traitées par la safranine et décolorées par l'acide picrique; dans le second elles étaient colorées par

l'hématoxyline ferrique de Heidenhain. Dans les jeunes oocytes, le corps vitellin apparaît contre la vésicule germinative sous la forme d'une petite masse ou d'un court bâtonnet; il se développe bientôt et dessine sur les coupes un boyau safranophile de forme variable, enveloppant plus ou moins la vésicule germinative. Ces figures sont presque identiques à celles que présentent les œufs de *Julus*, et **Van Bambeke** admet précisément que le corps vitellin de *Pholcus* est en forme de calotte. Cette calotte safranophile est granuleuse, et sa masse est creusée de petites vacuoles[1]. Elle est séparée du cytoplasma par un espace clair que **Van Bambeke** nomme hyalosphère, et qui est beaucoup plus développé du côté externe que du côté interne; l'auteur discute sur la nature de cet espace, et tout en admettant qu'il peut être dû aux réactifs fixateurs, pense qu'il correspond plutôt à une réalité. Il est facile de voir par tous ces détails que le corps vitellin de *Pholcus* est identique comme structure à celui de *Julus*; et comme celui-ci il présente un contour précis et lisse qui contraste avec le contour vague du cytoplasma extérieur, et indique sans doute une membrane d'enveloppe. Comme celui-ci également, il se sépare peu à peu de la vésicule germinative, s'étend, et gagne les régions périphériques de l'oocyte; puis il se désagrège; les observations de **Van Bambeke** sont ici très importantes. La désagrégation du corps vitellin ne se produit pas toujours au même moment du développement de l'oocyte; mais elle se produit toujours de la même façon. Cette masse granuleuse, que nous pouvons interpréter tout de suite comme une masse de cytomicrosomes, se disloque en amas chromophiles irréguliers, encore rattachés les uns aux autres par des filaments; ces amas se séparent bientôt complètement les uns des autres et se fragmentent en masses plus petites, irrégulières et granuleuses, qui se résolvent elles-mêmes en grains; mais ceux-ci deviennent alors colorables par le peroxyde d'osmium, et sur les pièces fixées au liquide de Hermann on trouve tous

1. **Van Bambeke** compare le corps vitellin à la tache germinative, tant au point de vue *structure*, qu'au point de vue *colorabilité*; il est bien prêt d'en conclure à une origine nucléaire du Dotterkern. **Lécaillon** avait déjà fait cette comparaison à propos de la substance cytochromatique et du nucléole de *Polyxenus*; mais cette ressemblance est tout à fait superficielle et ne supporte pas l'examen.

les intermédiaires entre des grains encore franchement safranophiles, d'autres présentant déjà une teinte grise ou bistre, d'autres encore absolument noirs; ces derniers sont solubles dans l'essence de térébenthine. Pendant que s'opère cette transformation, que nous pouvons toujours comparer aux phénomènes décrits chez *Julus*, ainsi qu'à la transformation directe des mitochondries en granulations graisseuses chez *Ciona*, les sphères vitellines se forment au sein du cytoplasma; elles apparaissent avec la safranine, comme des taches pâles; après fixation au sublimé, l'aspect est tout différent, et **Van Bambeke** le compare au *négatif* de l'image donnée par le liquide de Hermann; en effet, les éléments du corps vitellin en train de se transformer en granules graisseux, n'ayant pas été insolubilisés par le chrome et l'osmium, sont restés solubles dans le xylol et leur place est désignée par une vacuole pâle, tandis que les boulettes vitellines sont bien plus facilement colorables après l'action du bichlorure de mercure. Et ceci montre bien que le vitellus de l'œuf de *Pholcus* est constitué par deux éléments distincts : les granulations graisseuses ayant pour origine la désagrégation du Dotterkern, et les sphères vitellines, d'origine simplement cytoplasmique. On voit donc qu'il y a identité de forme et d'évolution entre le corps vitellin de *Pholcus* et le chondriome de *Julus*. **Van Bambeke** se demande si une telle formation peut être considérée comme un corps vitellin; il constate qu'elle diffère de celui de bien des espèces par l'absence d'un corps central, mais il admet l'identité au point de vue physiologique.

Chez une autre Araignée de la famille des Attides, *Salticus scenicus*, **Bisogni** (1895) a décrit également un corps vitellin rubané; enfin, des corps analogues ont été observés chez quelques Échinodermes tels que *Asteracanthion glaciale* par **Jatta** (1882) et par de **Gaspari** (1881) chez *Comatula* (*Antedon rosacea*). Si l'on compare ces masses vitellogènes au chondriome diffus décrit par **Bouin** chez *Asterina gibbosa*, on voit que la disposition de l'appareil mitochondrial présente, dans l'œuf des Échinodermes, les deux aspects que nous avons étudiés dans l'œuf des Myriapodes. Il en serait de même chez les Insectes car les recherches de **Giardina** (1904) montrent l'existence d'une zone

périnucléaire dans laquelle le cytoplasma est condensé et présente une colorabilité particulière, dans les œufs de *Mantis*, *Periplaneta*, *Stenobothrus* et *Dytiscus*[1], zone que l'on peut opposer au chondriome diffus du *Pyrrhocoris* par exemple. Chez les Ascidies, **Crampton** (1899) divise l'évolution du cytoplasma de l'oocyte de *Molgula manhattensis* en trois périodes : dans la première, on voit chez les très jeunes oocytes un grand nombre de granulations apparaître dans le cytoplasma « sous l'influence directe de la vésicule germinative » (?), et former une masse compacte en forme de calotte enveloppant celle-ci; **Crampton** identifie cette masse au corps vitellin, mais il préfère employer le terme plus exact, dit-il, de « yolk matrix ». Dans la seconde période, la « yolk matrix » se désagrège et les granules qui la constituent se répandent par petites masses, dans le cytoplasma qui se vacuolise. La troisième période est caractérisée par une dispersion complète des granules qui se transforment en éléments vitellins. Les granules de la yolk matrix correspondent aux cytomicrosomes ou mitochondries des autres auteurs et le schéma de la formation du vitellus d'après **Crampton** est identique à celui qu'a donné **Loyez** à propos de *Ascidia mentula* et de *Molgula socialis*, avec cette seule différence que, chez *Molgula manhattensis*, les cytomicrosomes forment primitivement une masse compacte comparable à la masse mitochondriale des Chilopodes et de *Pholcus*. **Crampton** a fait une étude microchimique assez incomplète des granules de ce corps vitellin, et il admet que leur nature est albuminoïde.

Chez les Vertébrés, les recherches de **Lams** (1904 et 1907) ont montré, dans l'œuf de quelques poissons Téléostéens, et d'un Batracien, l'existence d'un corps mitochondrial comparable à ceux qui viennent d'être étudiés. Chez les Téléostéens, les recherches de **Lams** ont porté sur l'Eperlan (*Osmerus eperlanus*) et sur l'Ablette. Dans les jeunes oocytes, cet auteur distingue un groupe de granulations safranophiles et sidérophiles, situé au

1. **Giardina** écrit que cette zone périnucléaire « n'a rien à voir avec le Dotterkern », et il en donne une interprétation dans le détail de laquelle nous ne pouvons entrer; pourtant ses figures ressemblent tellement à toutes les formations qui viennent d'être décrites, que l'on peut, semble-t-il, comparer sa zone périnucleaire a une masse vitellogène.

voisinage de la vésicule germinative, provenant peut-être du centrosome, et une masse granuleuse, sorte de capuchon colorable par le vert lumière et le violet de gentiane qui enveloppe la vésicule germinative. Ce capuchon se sépare ensuite de la vésicule, gagne la région moyenne du cytoplasma ovulaire, se charge de granulations graisseuses puis disparaît par désagrégation dans les œufs plus développés. **Lams** le compare au corps vitellin de *Pholcus*. Mais il montre que cet anneau vitellin est constitué, à un certain stade tout au moins, par des « filaments cytoplasmiques » le long desquels sont disposés des grains chromatiques dont le nombre et la grosseur sont variables. Ces formations, dit-il, correspondent *incontestablement* aux mitochondres (granulations) et chondromites (filaments) de **Benda**, **Meves**, et des auteurs allemands, à l'ergastoplasma des auteurs français, au protoplasma supérieur de **Prenant**, aux pseudochromosomes de **Heidenhain**, et aux boyaux vitellogènes de **Van der Stricht**. Il pense que les boules graisseuses résultent d'une élaboration spéciale ou d'une transformation de ces éléments.

Van Bambeke (1873 et 1883) signale la présence du corps vitellin chez un certain nombre de Poissons. Les observations sur l'œuf de *Scorpæna scrofa* (1893), dans lequel il décrit une « couche palléale » enveloppant plus ou moins complètement la vésicule germinative, rappellent tout à fait ses observations sur l'œuf de *Pholcus* ainsi que la masse vitellogène et mitochondriale de l'Éperlan. **Henneguy** (1888) distingue autour de la vésicule germinative dans l'œuf de Truite une zone protoplasmique externe finement granuleuse, et une autre interne plus grossièrement granuleuse, constituant une sorte d'anneau foncé dans lequel se trouve le corps vitellin proprement dit. D'autres auteurs ont encore décrit cet élément chez les Poissons, mais sans apporter des détails intéressants à ce sujet [1].

Chez les Batraciens **Lams** a su distinguer dans l'œuf de *Rana*

1. **Viktor Franz** (1908) décrit des « chromidies » dans l'œuf de *Pleuronectes platina*. Celles-ci sont d'origine nucléaire et présentent des aspects variables selon les diverses périodes de la formation du vitellus. Nous ne nous attarderons pas à cette opinion qui a déjà été critiquée.

temporaria les deux éléments que **Neméc** avait distingués dans l'œuf des Chilognathes : le centrosome et l'amas mitochondrial. Seulement ces deux auteurs n'emploient pas la même terminologie. Pour **Neméc** en effet, la sphère attractive est la sphère attractive, et la masse de cytomicrosomes qu'il décrit à côté correspondant à ce que **Balbiani** a nommé chez les Myriapodes corps vitellin ou Dotterkern, il lui conserve ce même nom, qui est employé par **Jatta**, **Van Bambeke**, **Bisogni**, **Crampton**, etc. Seulement, comme on le verra plus loin, un grand nombre d'auteurs ont toujours désigné sous le nom de corps vitellin ou Dotterkern, quelque chose de différent, et qui est vraisemblablement la sphère attractive proprement dite plus ou moins modifiée; il faut alors distinguer ce Dotterkern-centrosome du Dotterkern-chondriome; c'est ce qu'a fait **Van der Stricht** en nommant ce dernier « masse vitellogène »; **Lams** emploie et précise cette terminologie, que nous avons déjà signalée plus haut. Ceci posé, nous allons voir que l'évolution de la masse vitellogène de *Rana temporaria* est tout à fait comparable à l'évolution du corps mitochondrial des Chilognathes ou de *Pholcus*, que l'on nomme celui-ci chondriome, Dotterkern ou yolk matrix.

Dans l'oocyte de *Rana* au stade de noyau pulvérulent, comme aux stades ultérieurs (synapsis, etc.), « la sphère attractive siège dans le voisinage de la vésicule germinative dans une petite zone de protoplasma condensé; elle s'entoure progressivement de granulations mitochondriales de plus en plus nombreuses, de telle façon que l'on trouve à un moment donné dans le voisinage de la vésicule germinative, une masse arrondie ou plus ou moins ovulaire, granuleuse, très colorable, contenant en son centre une vésicule renfermant un corps central » (Fig. LVI). La masse mitochondriale est la *masse vitellogène*, et le corps central entouré de sa sphère attractive est le *corps de Balbiani* proprement dit. « A un premier stade la masse vitellogène est constituée par un amas chromatophile, circonscrivant de toute part le corps vitellin. Sur la coupe on voit un anneau de granulations mitochondriales.

« A un deuxième stade cet anneau s'amincit du côté de la

vésicule germinative, en même temps qu'il émet des prolongements constitués par des traînées mitochondriales le long de la membrane vitelline.

« Puis cet anneau s'ouvre dans sa partie tournée vers le noyau de l'oocyte, de façon à présenter sur la coupe l'aspect d'un U.

« Bientôt les bords de cette masse vitellogène cupuliforme s'étalent de manière à figurer une coupe à bords évasés. En même temps que des traînées mitochondriales s'étendent dans le cytoplasma adjacent à la membrane ovulaire (Fig. LVII), il

Fig. LVI. Fig. LVII.

Oocytes de *Rana temporaria* montrant la masse vitellogène autour du centrosome et l'étalement ultérieur de celle-ci (Lams, 1907).

en est d'autres qui se rangent autour de la vésicule germinative en respectant une zone de protoplasma dépourvue en grande partie d'éléments vitellins.

« Enfin, au fur et à mesure que l'oocyte acquiert une taille plus grande, la cupule formée par la masse vitellogène s'étale de plus en plus et présente l'aspect d'un croissant qui s'amincit progressivement jusqu'à disparition complète. A ce moment, le cytoplasma ovulaire s'est enrichi en éléments deutoplasmiques par désagrégation des parties constitutives de la masse vitellogène, et est bourré dans toute sa masse de mitochondries, chondriomites et amas mitochondriaux. » C'est alors qu'apparaissent les plaquettes vitellines; celles-ci commencent par être très petites; elles se forment au milieu des mitochondries et « il est probable qu'elles résultent d'une transformation directe

ou indirecte, d'une *élaboration* de ces grains spécifiques ». Je ferai maintenant quelques observations au sujet des mitochondries observées par **Lams**. Sur ses figures, on voit des masses fortement colorées en noir par l'hématoxyline, employée après la fixation spéciale de Benda; ou colorées en violet foncé suivant la méthode complète de cet auteur; on voit en outre des granulations relativement grosses, et de grandeur variable; or cet aspect ressemble beaucoup à celui du chondriome de *Julus* lorsqu'il est fortement colorable par l'hématoxyline ou le Krystallviolett, comme le montre la figure 6 (Pl. XXI). Mais j'ai montré que, dans ce cas, ce ne sont pas les mitochondries proprement dites qui sont colorées, mais un produit de nature graisseuse, élaboré au sein de la masse mitochondriale, ou provenant d'une transformation directe des mitochondries; j'ai montré d'autre part que celles-ci sont à ce moment très faiblement colorables par l'hématoxyline ou le Kristallviolett, tandis qu'elles ont encore une certaine affinité pour l'orange G, propriété que **Eismond** a observée pour la masse vitellogène de *Rana*. On peut alors se demander si les *mitochondries* décrites par **Lams** ne sont pas déjà un produit deutoplasmique, résultant d'une transformation des mitochondries primitives, et si les filaments flexueux, feutrés, faiblement colorables, que **Lams** observe sur les pièces fixées au liquide de Benda, de Flemming ou de Zenker autour du corps vitellin proprement dit, et qu'il « croit pouvoir identifier aux *productions ergastoplasmiques* de **Bouin**, au *protoplasma supérieur* de **Prenant**, aux *pseudochromosomes* de **Heidenhain** et de **Van der Stricht** », ne sont pas justement ces mitochondries, proprement dites devenues comme chez *Julus* beaucoup moins colorables par la méthode classique? Et cela d'autant plus que **Lams** décrit les mitochondries, lorsqu'il les voit à l'état frais, comme des globules *très réfringents*, observation qui avait déjà été faite, en 1880, par **E. Van Beneden** dans l'œuf des Mammifères, et qui se rapporterait beaucoup mieux aux globules graisseux provenant de la transformation des mitochondries qu'à ces mitochondries elles-mêmes, toujours caractérisées par une faible réfringence qui rend leur examen *in vivo* assez délicat. Je rappellerai enfin que **Henneguy** (1893)

a étudié *in vivo* dans le liquide de **Pictet** les œufs de *Rana temporaria* et qu'il a décrit le corps vitellin comme une masse granuleuse qui « renferme dans son intérieur un grand nombre de petits corps figurés, allongés en bâtonnets sinueux et enchevêtrés dans tous les sens ». Ces bâtonnets paraissent libres, et ils se *colorent par le violet dahlia*, comme les filaments des spermatocytes des Insectes, auxquels **Henneguy** les compare. Or ces derniers filaments sont des chondriochontes typiques. Mais cette critique, si elle est fondée, n'atteint pas les conclusions de **Lams** sur le développement de la masse vitellogène ou corps mitochondrial, et sur sa participation à la formation du vitellus de l'œuf. Nous pouvons donc résumer de la manière suivante les travaux qui ont été cités dans ces dernières pages.

Chez un certain nombre d'organismes appartenant à des groupes zoologiques très divers; Échinodermes, Myriapodes, Arachnides, Insectes, Tuniciers, Poissons, Batraciens et Oiseaux, les cytomicrosomes ou mitochondries, au lieu d'être également répartis dans tout le cytoplasma ovulaire, sont réunis, au moins pendant les premiers stades du développement de l'oocyte, en une masse compacte, qui peut être enveloppée par une fine membrane, et dans laquelle s'élaborent déjà des produits deutoplasmiques qui se répandront dans le cytoplasma et contribueront à la formation du vitellus lorsque cette masse vitellogène, ou corps mitochondrial, ou chondriome, ou encore *corps vitellin* ou *Dotterkern* (*sens spécial*), se désagrégera. Et nous pouvons affirmer que cette formation est absolument distincte du centrosome et de la sphère attractive, également désignée sous le nom de corps vitellin de Balbiani. Il n'en est pas moins vrai que ces deux éléments de l'œuf : chondriome et centrosome, peuvent contracter des rapports de position, comme chez *Rana*; nous reviendrons sur ce point.

Il nous reste encore à examiner une forme particulière de corps vitellin, présentée uniquement par quelques Arachnides, et qui se rattache d'ailleurs au schéma précédent, bien que sa structure ne soit pas encore complètement connue.

Je ne rappellerai pas les premières observations sur le corps vitellin de l'Araignée domestique faites par **Carus**, **von Sie-**

bold etc.; **Balbiani** (1893) le décrit en détail chez *Tegenaria domestica*, ainsi que chez *Lycosa*, *Salticus*, *Clubiona*, etc. Ce corps est particulièrement net chez la première espèce ; il est constitué par une vésicule centrale claire, et par des lamelles concentriques réfringentes, emboîtées et imbriquées de manière à constituer une capsule sphérique. Autour de cet élément se massent des granulations vitellines.

Balbiani admet que le corps vitellin « a pour origine le noyau, ou la vésicule germinative du jeune ovule dont il se sépare sous la forme d'un petit bourgeon ». Quant à la nature de cet élément, il écrit : « Le noyau vitellin des Aranéides (Dotterkern) est l'homologue du Nebenkern (centrosome de **Platner**) des cellules séminales. » C'est donc le centrosome femelle; mais c'est un centrosome dégénéré, ayant « perdu sa signification physiologique »; il en profite pour s'hypertrophier en se nourrissant abondamment, car il agit encore comme centre d'attraction, ce qui explique la condensation du cytoplasma tout autour de lui sous forme de couches vitellines.

Van der Stricht (1905) aperçoit dans les jeunes oocytes non pas un bourgeon de la vésicule germinative, mais une petite masse granuleuse située contre le noyau et l'enveloppant plus ou moins. C'est la masse vitellogène, qui se sépare ensuite de la vésicule, circonscrivant un espace clair, le corps vitellin proprement dit, dans lequel apparaissent ultérieurement de petits bâtonnets feutrés et très colorables. Dans la masse vitellogène, des plaquettes et des membranes sphériques se forment autour de la vésicule centrale; et, vues de face, ces plaquettes se montrent constituées par des filaments minces et courts, colorables par l'hématoxyline et la safranine, et ressemblant aux spicules de **Winiwarter**. On voit en même temps une quantité de pseudochromosomes dans la couche vitellogène, bien visibles surtout après coloration au fer. **Van der Stricht** pense que ces pseudochromosomes se forment aux dépens des mitochondries qui constituent la couche vitellogène. Celle-ci est toujours compacte; elle est primitivement formée de deux zones concentriques : une zone centrale à pseudochromosomes, entourant le corps vitellin proprement dit et les premières plaquettes capsu-

laires, et une zone périphérique finement granuleuse, de nature mitochondriale. Dans les oocytes plus développés, on voit apparaître entre ces deux régions une quantité de granulations graisseuses qui caractérisent aussi un espace intermédiaire.

Après cette période, les granulations graisseuses se répandent dans tout le cytoplasma, tandis que celui-ci se creuse de vacuoles; elles constituent une importante partie des éléments vitellins. **Van der Stricht** remarque que les éléments de la capsule, au contraire, ne contribuent pas à la formation du vitellus; **Balbiani** a montré que l'ensemble du corps vitellin persistait pendant le développement de l'œuf et pouvait même se retrouver chez l'embryon. Le rôle de ce corps est donc obscur.

Il me semble que la masse vitellogène et le corps de Balbiani, de la Tégénaire domestique, pourraient être comparés dans une certaine mesure à l'appareil mitochondrial du spermatocyte de l'Escargot; car dans l'un et l'autre cas on voit une masse mitochondriale au sein de laquelle se produisent, par transformation de chondriomites, des plaquettes colorables, réunies en une masse sphérique, et différant seulement par leur nombre et par leur grandeur : elles forment dans un cas la capsule du Dotterkern, et dans l'autre cas le Nebenkern; et ni les unes ni les autres ne semblent jouer un rôle actif dans le développement de la cellule sexuelle; des granulations graisseuses apparaissent également dans les deux cas, rares dans le spermatocyte, nombreuses dans l'oocyte.

Mes observations personnelles sur l'œuf de *Tegenaria domestica*, qui d'ailleurs n'apportent pas de faits nouveaux, et que je vais résumer, ne font que me confirmer ces ressemblances.

J'ai étudié l'œuf de *Tegenaria* par différentes méthodes, et les meilleures préparations m'ont été données par celle que j'ai employée pour l'œuf de *Julus* : fixation et chromisation par le liquide de Zenker, hématoxyline ferrique de Benda, décoloration par l'alcool chlorhydrique, et coloration par l'orange G formolé. Dans les préparations réussies, le cytoplasma est gris; la vésicule germinative jaune, sauf lorsqu'il y a des chromosomes qui se dessinent en noir; les mitochondries jaunes. Dans les jeunes oocytes (Pl. XXI, fig. 14) j'ai vu nettement la petite calotte mitochon-

driale décrite par **Van der Stricht**, appliquée contre le noyau; on distingue nettement les cytomicrosomes colorés en jaune. Je n'ai vu aucun granule à l'intérieur de cette petite masse vitellogène, mais je répète ici que ce n'est pas une raison pour nier l'existence d'un centrosome que mes méthodes ne m'ont pas permis de déceler. Aux stades suivants, l'oocyte ayant grossi, la vésicule germinative s'étant développée, on voit la masse vitellogène isolée dans le cytoplasma ovulaire et formant une masse sphérique. Au centre de cette masse apparaît un corps assez volumineux, globuleux, vacuolaire, irrégulier, qui se colore par l'hématoxyline (Pl. XXI, fig. 15). C'est la vésicule claire de **Balbiani** et de **Van der Stricht**; le *corps vitellin* au sens strict du mot. Je n'ai aucune raison précise qui me permette de l'assimiler au centrosome, mais je ne puis prouver qu'il n'englobe pas celui-ci. Aux stades suivants, la masse mitochondriale augmente, s'élargit, et le corps central s'augmente également par juxtaposition de couches successives dans lesquelles on distingue alternativement des lamelles épaisses de 1,5 μ, réfringentes, colorées intensément en jaune, et des filaments irréguliers, colorés en noir. Ceux-ci correspondent aux pseudochromosomes de **Van der Stricht**. Tant que le corps vitellin augmente, on observe la même structure, toujours avec la masse mitochondriale à l'extérieur. J'insiste sur ce fait que les mitochondries proprement dites sont peu colorables, difficiles à voir, et se présentent comme de fins microsomes réguliers, serrés les uns contre les autres. Le même aspect peut être observé *in vivo*; les cytomicrosomes se colorent dans ce cas par le violet dahlia avec le liquide de Pictet; mais ils s'altèrent très facilement, et deviennent vacuolaires bien plus rapidement encore que chez *Julus* si l'on fait agir un liquide hypotonique. Avec l'éclairage ultramicrospique, le cytoplasma paraît obscur, la masse mitochondriale apparaît lumineuse et finement granuleuse et les plaquettes du corps vitellin sont les unes obscures et les autres très brillantes (Pl. XXII, fig. 11). Lorsque les granulations graisseuses apparaissent, elles se dessinent naturellement comme des points très brillants. Quelle est la nature de la masse centrale sidérophile et des couches concentriques du corps de Balbiani? Si je rapproche la

figure 15 (Pl. XXI) de ce que j'ai observé chez *Julus*, je suis tout disposé à considérer la masse vacuolaire sidérophile comme équivalente aux granulations irrégulières fortement colorables par le fer et le Kristallviolett qui apparaissent dans le chondriome de ce Chilopode; seulement, ici, cette substance deutoplasmique, ce produit d'élaboration probablement de nature grasse, résultant peut-être d'une combinaison physique d'acides gras ou de lécithine et d'albumine, constitue une masse unique. Dans les couches concentriques qui se forment à sa surface nous trouvons encore des filaments irréguliers colorables comme le corps central; mais, s'il faut admettre que ce sont des pseudochromosomes, je pense qu'ils résultent déjà d'une profonde modification, *dans le sens graisseux*, des chondriomites et des mitochondries. Quant aux calottes épaisses et réfringentes, je rappellerai qu'elles se colorent avec intensité par l'orange G, et aussi par la fuchsine acide après chromisation; que l'hématoxyline les colore fortement, et que la décoloration progressive peut les atteindre irrégulièrement, et donner ainsi naissance à ces aspects alternés de pseudochomosomes et de croissants incolores. Or ces caractères de colorabilité sont partagés, comme on l'a vu plus haut, par les acides gras et leurs combinaisons; je suis donc tout disposé à admettre, comme **Van der Stricht**, que toutes ces formations concentriques résultent d'une transformation ou d'une élaboration des mitochondries, et je pense qu'elles expriment le travail chimique qui s'accomplit au sein du chondriome, lequel se traduit un peu plus tard par la formation de granulations purement graisseuses. De la sorte l'appareil mitochondrial de l'œuf de la Tégenaire peut être comparé dans son évolution à celui de *Julus*, dont il ne différerait que par la disposition morphologique de ses produits d'élaboration; et cette disposition morphologique se rapproche, toute proportion gardée s'entend, de celle du chondriome du spermatocyte des Gastéropodes pulmonés dans lequel nous voyons des mitochondries donner naissance par transformation, premièrement à de petites calottes ou pseudochromosomes, qui s'assemblent en une masse sphérulaire et ne jouent aucun rôle dans la formation du spermatozoïde mûr, et secondement à quelques granulations graisseuses, qui sont

d'ailleurs éliminées également; dans le spermatozoïde, comme dans l'ovule, il reste des mitochondries à l'état de cytomicrosomes, qui chez le premier forment le cordon spiral, et chez le second persistent dans le cytoplasma.

VIII

Résumé des opinions diverses concernant le noyau accessoire et le corps vitellin.

On a vu, d'après les travaux précédemment exposés et d'après les quelques faits que j'ai pu recueillir à ce sujet, quel rôle semblent jouer les mitochondries dans la formation et la constitution soit du noyau accessoire ou Nebenkern, soit du corps vitellin ou Dotterkern. On a vu que les mitochondries donnent naissance par des mécanismes divers, dans les cellules germinatives de la lignée mâle, à diverses sortes de Nebenkern, qui, nous y reviendrons, ne sont pas toujours comparables entre eux; on a vu de même que dans la cellule femelle, l'amas mitochondrial, le chondriome, dont la structure générale admet des types très divers, peut donner naissance à des masses particulièrement colorables, et coexister avec un autre élément de la cellule : le centrosome et sa sphère; nous avons alors distingué, avec plusieurs auteurs, le chondriome, ou masse vitellogène, de la sphère ou corps vitellin proprement dit.

Il nous reste à citer un certain nombre de travaux dont l'examen n'a pas trouvé place ci-dessus, mais dont l'étude rapide nous permettra de voir plus complètement de quelles manières le *concept* Nebenkern et le *concept* Dotterkern ont été interprétés. C'est à dessein que je souligne ce terme emprunté au vocabulaire philosophique, car, une fois encore, ces deux formations ont trop souvent été considérées comme deux *entités* que l'on compare et que l'on discute sans voir qu'elles englobent dans une unité abstraite des éléments divers d'origine diverse.

Telle est bien l'opinion de mon maître M. le Professeur **Henneguy** qui en 1893, après avoir comparé le Nebenkern et le Dotterkern et admis avec **Nussbaum** (1882), leur identité,

remarque que les auteurs ont décrit sous ces noms des formations bien différentes.

Nous avons vu plus haut un certain nombre de travaux et d'hypothèses relatifs au Nebenkern des spermatocytes des Vers, des Crustacés, des Insectes, des Mollusques, etc.

Von Wiederperg (1885) figure le Nebenkern dans les spermatocytes de l'Éléphant d'Afrique et du Rat. **Lenhossék** (1898) le représente dans la spermatide du Rat; il ne figure pas de cytomicrosomes. **Von Bardeleben** (1898) décrit chez l'Homme, entre les deux centrosomes de la spermatide, l'ébauche du « Mittelstück » formé de deux fils colorables roulés en une spirale serrée; il admet que le corps du Mittelstück provient du Nebenkern. **Ikeno** (1903) observe un Nebenkern dans les spermatides de *Marchantia polymorpha* et décrit les transformations de cet élément pendant la formation du spermatozoïde de cette Hépatique. Ces auteurs ne se prononcent pas sur la nature de cet élément.

Boveri, en 1887, avait dégagé sa théorie de l'archoplasma de ses observations sur la sphère attractive et la masse filamenteuse ou granuleuse qui l'enveloppe immédiatement. On a vu comment **Platner** avait émis peu avant une théorie du Nebenkern qui permettait de le rapprocher de cet élément. **Zimmermann** (1891) décrit le noyau accessoire de l'Escargot comme une masse anguleuse, plissée, avec des filaments plus colorables. Il admet qu'il provient du noyau ; au moment de la division du spermatocyte, il devient flou, prend un aspect homogène; on en voit bientôt sortir de fins rayons, et il donne naissance à la figure rayonnée; celle-ci se divise en deux parties qui se séparent et vont occuper les pôles du fuseau. **Meves** (1894) étudie le Nebekern, de la Salamandre et l'homologue à la sphère. **Skrobansky** (1903) interprète de même celui du Cobaye. Pour **Auerbach** (1896) ce corps est une formation kinoplasmique comparable à celle que l'on a décrit chez les Plantes; cet auteur remarque qu'il constitue un véritable « noyau cytoplasmique » aux spermatozoïdes vermiformes de la Paludine qui ne présentent pas de noyau vrai.

O. Hertwig (1892) accorde aux filaments de Nebenkern la

valeur des chromosomes rudimentaires. **Heidenhain** (1894) considère le noyau accessoire comme le vestige d'un micronucléus d'Infusoire. **Leclercq** (1890) considère même cet élément qu'elle observe chez *Scyllium*, *Squatina angeli* et *Alytes* comme un noyau véritable, et expose l'idée de la dualité nucléaire.

Schœnfelz (1902) signale des mitochondries dans les spermatocytes du Taureau, mais pour lui le filament spiral se formerait aux dépens du corpuscule central proximal, et les mitochondries se surajouteraient ensuite à cette formation ; ces recherches sont à rapprocher de celles de **Van Mollé** (1905) qui voit chez l'Écureuil le filament spiral se former aux dépens du « corps batonoïde. » Les résultats de ces recherches ne semblent pas très clairs, et peut-être y aurait-il bien des détails à reprendre à propos de ces formations et du Nebenkern dont ces auteurs ne parlent pas. A un autre point de vue, **Prenant** se demande si la *manchette caudale* du spermatozoïde décrite par **Meves** ne serait pas de nature mitochondriale.

On voit combien d'obscurité et de divergences dans les interprétations se dégagent de ces travaux. **Heidenhain**, en 1900, avait déjà tenté une classification des éléments cytoplasmiques des cellules sexuelles. Il distingue deux catégories : la première comprend les formations filamenteuses qui entourent la sphère ou filaments archoplasmiques de **Hermann**, les pseudochromosomes, les chondriomites de **Benda** et de **Meves** ; ce sont des cytomicrosomes spécifiques diversement organisés. La deuxième catégorie comprend les petits filaments qui forment la centrophormie, la « Faserkorbe », la capsule qui entourent le centrosome, et que **Heidenhain** a particulièrement décrite chez le Protée ; c'est l'idiosome de **Hermann**, c'est en un mot la sphère attractive.

Meves, dans ses nombreuses recherches, a donné une démonstration de cette manière de voir, en montrant que l'on pouvait observer *à la fois dans un même spermatocyte* le chondriome ou le Nebenkern mitochondrial, et la sphère, ainsi que le reste fusorial, dont **Bolles Lee** faisait dériver le noyau accessoire des spermatocytes des Pulmonés. Ces trois formations ont donc été

confondues par de nombreux auteurs dans le *concept* Nebenkern; de là un grand nombre de divergences et de contradictions. On a vu dans ce travail que nous n'avons considéré que le Nebenkern au sens de **Meves**, c'est-à-dire un élément figuré d'origine mitochondriale.

Les mêmes remarques peuvent être faites en ce qui concerne le noyau vitellin ou Dotterkern.

Henneguy (1893), après avoir montré que les auteurs ont décrit sous le nom de corps vitellin des formations bien différentes, caractérise cet élément par *un corpuscule central entouré d'une zone d'aspect homogène ou finement granuleux, en dehors de laquelle, très souvent, le protoplasma ovulaire se condense en couches concentriques* (*Tégénaire*), *se dispose en stries rayonnantes* (*Géophile*) *ou se charge de granulations vitellines* ». Les formations décrites par **Jatta**, etc., *ne peuvent donc pas* être regardées, dit-il, comme des corps vitellins. Un grand nombre d'auteurs malheureusement, et **Balbiani** le premier, il faut le dire, ont fait cette confusion entre la masse vitellogène, qui est un chondriome, et le « corpuscule central entouré d'une zone, » qui est considéré aujourd'hui comme le centrosome, ce qui est en somme l'hypothèse de **Balbiani** réduite à un seul cas.

Henneguy montre que chez le Cobaye, ni le corps central, ni sa zone périphérique ne se colorent par le violet dahlia. Il y a dans ce fait une opposition frappante avec l'affinité que présente la masse mitochondriale ou couche vitellogène pour ce colorant. D'ailleurs les figures du mémoire de mon savant maître sont très nettes à cet égard; l'élément cytoplasmique qu'il a décrit sous le nom de corps vitellin de Balbiani correspond toujours à la définition qu'il en a donnée, que ce soit chez la Limande ou le Syngnathe, chez la Poule, le Cobaye, le Rat, la Pipistrelle ou la Chatte. Chez la Truite, à côté de ce corps vitellin. **Henneguy** figure une zone granuleuse qui enveloppe le noyau et correspond sans doute à la couche mitochondriale ou vitellogène; peut-être doit-on interpréter de même la petite masse granuleuse qu'il décrit chez le Syngnathe à côté du corpuscule central fortement coloré.

Citer tous les corps vitellins qui ont été décrits ou signalés

plus ou moins rapidement par les auteurs chez un grand nombre d'organismes divers, serait une énumération fastidieuse qui n'intéresserait pas directement la question des mitochondries. **Loyez** (1909) a décrit dans l'œuf de *Pyrrhocoris apterus* un corps vitellin dont la présence est constante avant la période d'apparition des sphères deutoplasmiques. Il apparaît dans le cytoplasma des jeunes oocytes comme un globule sphérique, fortement colorable, d'un diamètre de 2 μ environ; lorsque l'œuf s'accroît, il s'éloigne de la vésicule germinative, grossit peu à peu, s'entoure d'une petite auréole claire et devient moins colorable; on distingue à l'intérieur de cet élément un ou plusieurs granules fortement colorés en noir et réunis en une petite masse, tandis que sa périphérie est marquée par une sorte de contour plus ou moins épais, assez colorable, ressemblant à une membrane. Aux stades suivants, cet élément s'allonge, les granules intérieurs se fusionnent puis disparaissent, et ce corps se désagrège bientôt par fragmentation. Les figures de **Loyez** sont bien voisines de celles de **Heidenhain**, lorsqu'il figure l'idiosome, c'est-à-dire la *sphère*, dans les spermatocytes du Triton, et il est bien vraisemblable que le corps vitellin de l'œuf de *Pyrrhocoris* soit un centrosome plus ou moins modifié; **Loyez** indique cette opinion sans vouloir l'affirmer, car sa démonstration demanderait une étude plus complète du développement de l'oocyte; mais elle remarque que le corps vitellin exerce une action sur le cytoplasma environnant, et que des granulations graisseuses sont toujours groupées autour de lui. Les observations de **von Winiwarter** (1901), de **d'Hollander** (1902) de **Loyez** (1906) ont déjà montré des formations analogues chez les Oiseaux et les Mammifères. **Von Winiwarter** se montre très réservé sur la nature du corps vitellin; chez la Femme, il décrit, au milieu de la couche palléale ou masse vitellogène, un espace clair arrondi ou ovalaire contenant un amas de granulations fortement colorables, et entouré par des bâtonnets radiaires ou tangents qu'il nomme spicules; il pense que cet élément présente une grande analogie avec la sphère attractive, tout en constatant que l'identité de ces deux formations n'est pas encore démontrée. **D'Hollander**, chez la Poule, la Mésange, le Gobe-mouche, etc.,

observe un petit corps vitellin renfermant une granulation chromatique, et entouré par la masse vitellogène. **Loyez** décrit chez le Pluvier, le Canard, le Polyboroïde, la Mésange bleue, la Poule d'eau, etc., une petite zone claire renfermant une granulation colorable par l'hématoxyline ferrique, et « semblable à un centrosome ». Chez le Verdier, le Bruant et le Chardonneret, « on voit au milieu d'un espace clair une ou plusieurs volumineuses granulations qui se colorent fortement par l'hématoxyline au fer, et qui par leur position au milieu d'un espace clair paraissent représenter le corpuscule central d'un corps vitellin; mais l'auteur pense « qu'il s'agit d'un corpuscule modifié par l'addition de ces substances dont la masse vitellogène est remplie ». Chez tous ces Oiseaux, une masse vitellogène diffuse, renfermant des granulations colorables, entoure plus ou moins le corps vitellin proprement dit et s'étend dans le cytoplasma.

S'il n'est pas indubitablement prouvé que ces différents corps vitellins, qui répondent tous à la définition donnée par **Henneguy**, soient le centrosome, c'est-à-dire le centriole et la sphère plus ou moins modifiés et en voie de régression, il n'en est pas moins vrai que de bonnes et nombreuses raisons militent en faveur de cette hypothèse, et il est certain que cet élément cytoplasmique de l'oocyte est indépendant de la masse vitellogène ou chondriome, aussi bien par sa nature que par son origine. Morphologiquement, il se trouve souvent associé à celle-ci, et c'est ce qui a causé de nombreuses confusions; **Champy** dans le spermatocyte du *Bombinator*, **Neméc** chez les Chilognathes, **Lams** chez la Grenouille, **von Winiwarter**, **d'Hollander**, **Loyez** chez les Oiseaux décrivent autour du corps vitellin proprement dit, soit la masse vitellogène, soit un amas de granulations graisseuses. *A priori*, il serait bien invraisemblable que deux sortes d'éléments cytoplasmiques granulaires ne contractent jamais aucun rapport de voisinage; *a priori* encore, il n'est rien d'invraisemblable à ce fait que le corps vitellin proprement dit, ancienne sphère attractive, n'agisse encore sur le cytoplasma environnant et n'attire les éléments granulaires qu'il renferme, comme le fait déjà le centrosome actif d'une cellule ordinaire. Or il n'est même pas besoin d'avoir recours à cette explication

pour expliquer le groupement des granulations cytoplasmiques autour du Dotterkern sans pour cela admettre une communauté de nature et d'origine. **Loyez** (1909) a observé dans les jeunes oocytes d'un Saurien fissilingue des amas de granulations graisseuses ressemblant de prime abord à un corps vitellin entouré de sa masse vitellogène, alors qu'il s'agissait soit d'une élaboration, soit d'une condensation de granulations graisseuses cytoplasmiques autour de noyaux normaux ou en voie de régression provenant de l'émigration de petites cellules folliculaires, ou simplement autour de granulations chromatiques envoyées dans l'oocyte par le prolongement canaliculaire des grandes cellules folliculaires. Il ne faut donc pas attacher une trop grande importance à ces phénomènes de groupement, d'autant plus que nous ne connaissons pas les conditions dans lesquelles agissent les forces moléculaires au sein du cytoplasma.

CONCLUSIONS

Caractères morphologiques des mitochondries.

Si nous jetons un regard en arrière, nous voyons que les travaux les plus récents sont généralement d'accord sur le point suivant : le cytoplasma des Protozoaires ou des cellules de Métazoaire peut être considéré comme une substance fluide homogène que les réactifs précipitent, et qui renferme normalement, en suspension, un certain nombre de granulations. Parmi celles-ci il en est de temporaires, qui paraissent et disparaissent suivant l'état de nutrition ou d'activité élaboratrice de la cellule, qui sont variables non seulement par le nombre, mais encore par la taille, et qui disparaissent soit par résorption, soit par élimination : ce sont des produits de réserve ou des grains de sécrétion *élaborés* par la cellule, mais ne faisant pas partie de sa structure, ce sont des éléments *deutoplasmiques* (granulations graisseuses, globules vitellins, grains de sécrétion), etc. Il en est d'autres, qui sont caractérisées par leur présence constante, par l'uniformité de leurs réactions générales, et dans les conditions normales, par l'uniformité de leur

taille et presque de leur nombre dans un élément cellulaire déterminé; celles-ci, *tant qu'elles ne se transforment pas elles-mêmes en éléments deutoplasmiques*, font partie de l'architecture de la cellule au même titre que le noyau par exemple, évoluent en même temps que celui-ci et se répartissent également entre les cellules filles pendant la division. Ces éléments ont été décrits dans un très grand nombre de cellules. Nous leur conservons le nom général de mitochondries ou chondriosomes, dont le grand avantage est de ne rien préjuger quant à leur nature ou quant à leur fin.

Nous les avons étudiés chez les Protozoaires et dans les cellules sexuelles d'organismes appartenant à presque tous les principaux groupes zoologiques.

Les mitochondries apparaissent toujours, *in vivo*, avec le même aspect très légèrement réfringent; leurs dimensions sont généralement comprises entre 0 μ, 3 et 1 μ, 5. Dans une même cellule, leurs dimensions sont à peu près uniformes. Elles peuvent se gonfler quand le milieu devient hypotonique, ou sous l'action d'une faible alcalinité.

L'origine des mitochondries reste obscure; l'hypothèse chromidiale, qui les assimile à des granulations chromatiques expulsées du noyau, par un moyen quelconque d'ailleurs, est vivement critiquée actuellement; je n'ai jamais vu une seule image qui permette de fonder une semblable opinion, trop souvent appuyée, semble-t-il, sur de mauvaises préparations. D'autre part, **Meves** a montré, chez le Poulet, que les mitochondries de l'œuf persistent dans les tissus de l'embryon. Il semble donc que ces éléments se multiplient. On ne sait pas s'il y a *néoformation* de mitochondries. **Duesberg** admet qu'elles peuvent grossir et se fragmenter, il n'est pas seul à penser ainsi; chez les Protozoaires, **Kunstler** a observé leur bipartition; je l'ai observée à mon tour et je la considère comme un processus régulier de multiplication, accompagnant la division cellulaire.

Dans les cellules sexuelles des Métazoaires, les mitochondries forment dans un grand nombre de cas, au moment de la division des auxocytes, une sorte de *paramitose* typique, pendant laquelle les chondriosomes s'agrègent en filaments granuleux

plus ou moins pelotonnés, qui s'orientent autour du fuseau de direction, deviennent parfaitement lisses, se scindent par leur milieu et émigrent vers les régions polaires, puis redeviennent granuleux, pelotonnés, et se résolvent finalement dans chaque cellule fille en nouveaux chondriosomes. Il est impossible de compter le nombre de ceux-ci, mais il est vraisemblable, leur masse ayant à peu près la même importance dans la cellule mère et dans les cellules filles, que la bipartition ou la fragmentation des grains a lieu après leur fusion en un filament. Quelques auteurs ont voulu voir dans ces faits un parallélisme entre l'évolution des mitochondries cytoplasmiques et celle des chromioles nucléaires.

Les mitochondries subissent évidemment les mêmes influences que les éléments nucléaires. Chez les Protozoaires, nous avons vu la bipartition des chondriosomes s'effectuer en même temps que la division des micronucléus. Dans les cellules sexuelles, nous les voyons s'orienter sous l'action manifeste du centrosome, et se grouper autour de cet élément; cela est vrai pendant la division des spermatocytes; et, dans l'œuf, nous avons vu les auteurs décrire des groupements mitochondriaux (masses vitellogènes) autour de la sphère attractive, ou corps vitellin proprement dit. Cette propriété ne présente, d'ailleurs, rien d'extraordinaire.

Il est impossible de donner *une* définition morphologique précise des mitochondries, mais on voit que l'ensemble de ces caractères est assez spécifique. Nous ajouterons que les chondriosomes peuvent justement *perdre* ces caractères, et se transformer directement en *éléments deutoplasmiques*.

Nature chimique.

Pouvons-nous dégager quelque idée précise des précédentes recherches, quant à la nature chimique des mitochondries? Le lecteur trouvera l'exposé complet de cette question dans le mémoire que je publie avec Mayer et Schæffer (1910).

On a vu plus haut que les chondriosomes renferment vraisemblablement des corps gras. En effet, après fixation par

l'acide osmique, on peut les colorer en gris plus ou moins foncé par l'action réductrice du pyrogallol; *phénomène qui ne se produit plus*, si l'on a fixé d'abord par l'alcool et lavé la pièce à l'éther, au chloroforme, à l'acétone, etc. Ce traitement a donc enlevé de la mitochondrie un corps osmiophile; mais il n'a pas fait disparaître la mitochondrie; il ne l'a même pas toujours altéré dans sa forme; il lui a laissé une certaine affinité pour la fuchsine acide ou pour l'orange G par ex. La mitochondrie est donc constituée par une substance coagulable par les réactifs, on peut supposer un albuminoïde, et par un corps gras qui lui est associé. Nous avons montré, **Mayer, Schæffer** et moi, que des grains d'ovalbumine précipitée par un acide gras, pris à partir de l'acide butyrique, présentent toutes les propriétés histologiques des mitochondries : colorabilité par les méthodes de Benda, de Regaud, par le violet de gentiane au permanganate, par l'acide osmique après réduction par le pyrogallol, et surtout *après lavage prolongé à l'alcool, à l'éther ou au chloroforme*, persistance de leur affinité pour la fuchsine acide et l'orange.

S'il faut rapporter à la présence d'acides gras la colorabilité spécifique des mitochondries, avons-nous quelque raison pour songer à l'un de ceux-ci plutôt qu'aux autres?

C'est ce que nous avons cherché **Mayer, Schæffer** et moi dans notre mémoire de 1910; en étudiant le mécanisme de ces méthodes de coloration, nous avons vu que l'on pouvait vraisemblablement conclure à la présence d'acides non saturés peut être à l'état de combinaison dans des phosphatides par exemple, et je renvoie le lecteur à ce travail.

La coloration *in vivo* des mitochondries est toujours lente et *progressive*. Elle se distingue en cela de la coloration vitale d'un certain nombre de grains cytoplasmiques qui se colorent très rapidement et avec une grande intensité par le rouge neutre ou le bleu de méthylène par exemple. De plus il semble exister un certain rapport entre les intensités de coloration des mitochondries et du cytoplasma qui les baigne; l'augmentation de la coloration des unes s'accompagne d'une augmentation de la coloration de l'autre, mais de telle manière que le cytoplasma reste toujours beaucoup moins coloré que les chondriosomes.

On ne sait rien de positif sur le mécanisme de la coloration vitale des mitochondries[1]; mais ces faits, ainsi que la persistance des phénomènes vitaux dans la cellule colorée, tendraient à faire admettre qu'il s'agit d'une simple *dissolution* du colorant dans le cytoplasma cellulaire, et dans la substance des mitochondries.

Si l'on admet cette hypothèse, la coloration vitale des chondriosomes apparaît comme un cas de partage d'un corps soluble entre deux solvants non miscibles; elle obéit donc à la relation $\varepsilon = \frac{C^1}{C^2}$ qui définit le coefficient de partage. Dans le cas qui nous intéresse, le coefficient de partage serait plus grand pour le violet dahlia que pour le brun Bismarck par exemple, ce qui donne aux mitochondries une plus grande électivité vis-à-vis du premier colorant que vis-à-vis du second.

J'ai examiné avec **Mayer et Schæffer** la solubilité des principaux colorants dans les corps gras *non altérés par* des réactifs, c'est-à-dire tels qu'ils doivent se présenter dans la cellule vivante, et je prie le lecteur de se reporter aux tableaux que nous avons donnés à ce sujet.

Nous avons constaté que tous les colorants vitaux sont solubles dans les acides gras. Or les mitochondries n'ont *jamais été colorées in vivo par le rouge neutre*; dans les doubles colorations vitales brun Bismarck — Neutralroth, elles se colorent uniquement en jaune, et des grains deutoplasmiques *seuls* se colorent en rouge, avec intensité d'ailleurs; je ne les ai jamais colorées non plus par le vert Janus[2] ni par le vert malachite; le bleu de crésyl brillant, le bleu azur, ne m'ont pas donné de résultats non plus, mais ceci ne doit pas être pris en considération, car ces deux colorants communiquent rapidement au cytoplasma une teinte générale assez intense pour masquer celle des mitochondries; il en est de même pour le bleu de méthylène, dont **Champy** s'est pourtant servi avec succès. Dans cette série de colorants vitaux, tous solubles dans les

1. Voir pour la coloration vitale la revue publiée par **P. de Beauchamp** (1909).
2. Le vert Janus, dont **Laguesse** s'est servi avec succès, ne m'a pas donné de bons résultats; il m'a toujours semblé très toxique.

acides gras, deux seulement, en résumé, m'ont donné des résultats positifs précis; il est donc bien difficile de se fonder sur ces faits pour établir un diagnostic chimique. Cette question est d'ailleurs discutée dans le mémoire sous-cité.

Ajoutons encore que la coloration vitale des chondriosomes est toujours *très légère*, et bien inférieure comme intensité à celle de gouttelettes de même grosseur d'un acide gras placé dans des conditions analogues [1]. Elle est de même ordre que la coloration donnée, dans ces mêmes conditions, à des granules d'albumine précipitée par un acide gras, et lavés à l'alcool pour enlever l'excès d'acide.

De plus, il n'est pas prouvé que les acides gras, ou certains d'entre eux tout au moins, puissent *seuls* donner toutes les réactions des mitochondries. En effet la lécithine de l'œuf qui répond à la formule générale :

$$\text{Glycérine} \left\langle \begin{array}{l} \text{acide gras;} \\ \text{acide gras;} \\ \text{acide glycéro-phosphorique;} \end{array} \right. \text{Choline}$$

présente elle aussi quelques réactions des mitochondries, mais pas toutes. Elle se colore un peu par la méthode de Benda, surtout si elle est mélangée à du protagon, et se colore très fortement par l'hématoxyline de Regaud ; après chromisation elle fixe l'orange G avec intensité; mais, pas plus après l'action des liquides osmiques que des liquides chromés, elle ne se colore par la fuchsine acide. On sait d'autre part que cette lécithine peut former avec l'albumine des *combinaisons d'adsorption*.

Or un certain nombre de mitochondries présentent les réactions de l'ovolécithine, et rien que ces réactions; elles se colorent faiblement par la méthode de Benda, très fortement au contraire, sur les préparations réussies, par la méthode de Regaud, et, après chromisation et traitement des coupes par la triple coloration de Mallory, elles prennent l'orange G à peu près exclusivement, le cytoplasma et le noyau de la cellule se colorant seuls et légèrement par la fuchsine acide. Disons-le

1. C'est-à-dire dans une solution d'ovalbumine colorée très faiblement par un colorant vital.

tout de suite : ces mitochondries sont précisément celles des oocytes, et c'est par leur transformation directe ou indirecte que se formeront des éléments deutoplasmiques de nature nettement lécithique qui contribueront à former le vitellus de l'œuf. Il est intéressant de noter les différences qui existent, au seul point de vue des réactions microchimiques, entre les chondriosomes de la cellule sexuelle mâle et ceux de la cellule femelle. Les premiers se colorent fortement et les seconds faiblement par la méthode de Benda; les premiers se colorent beaucoup plus par la fuchsine que par l'orange après chromisation, et les seconds se colorant beaucoup plus par l'orange que par la fuchsine. Les mitochondries des Protozoaires, qui d'ailleurs se colorent parfaitement par la méthode de Benda, ont généralement plus d'affinité pour la fuchsine que pour l'orange G.

Les chondriosomes des Protozoaires et des cellules mâles présentent en un mot des réactions d'acides gras, tandis que ceux de la cellule femelle présenteraient plutôt des caractères d'ovolécithine. N'oublions pas que dans un cas comme dans l'autre le corps gras supposé doit toujours être considéré comme associé à une substance albuminoïde.

De toute manière, et quand bien même nous aurions quelque certitude sur la nature chimique des mitochondries, il serait encore impossible de donner de ces éléments une définition purement chimique ; car les éléments deutoplasmiques qui résultent de leur transformation, et bien d'autres inclusions cytoplasmiques peut-être [1], sont constitués par les mêmes corps. La notion morphologique de mitochondrie ne peut donc pas être négligée. Il y aurait alors une sorte de critérium, quant à la nature morphologique des mitochondries, dans la réversibilité de leurs transformations dont le cycle serait celui-ci : chondriosomes-chondriomites, chondriochontes-chondriomites-chondriosomes ou, dans le cas plus simple des Protozoaires : chondriosome, bâtonnet, diplosome, chondriosome.

Ce cycle régulier s'opposerait ainsi à la transformation défini-

1. A ce sujet voir **Mulon** (1910).

tive et irréversible des mitochondries en éléments deutoplasmiques, en grains de ségrégation.

Produits de transformation.

Chez les Protozoaires, l'évolution d'un Infusoire, par exemple, considéré comme une cellule sexuelle, n'aboutit jamais à la formation d'un gamète très différencié, et l'on ne voit à aucun moment dans la vie de ce microorganisme une transformation profonde des éléments mitochondriaux ; quelques-uns d'entre eux se transforment à tout moment en éléments deutoplasmiques, mais la majorité de ces éléments restent à l'état de grains ou de courts filaments qui se multiplient et se transmettent de génération en génération.

Dans les cellules sexuelles, au contraire, les mitochondries se réunissent quand les cellules se transforment en gamètes, et constituent des corps mitochondriaux, tels que le Nebenkern, ou le Dotterkern (au sens de masse vitellogène). D'une manière plus générale, on doit considérer deux types de ces corps mitochondriaux : les chondriomes diffus et les chondriomes individualisés. Les uns et les autres contribuent à l'élaboration d'éléments deutoplasmiques ou constituent quelques éléments de l'architecture cellulaire, le filament spiral du spermatozoïde par exemple. Il faut remarquer, à ce point de vue, que le Nebenkern, considéré comme élément mitochondrial, comprend encore diverses formations qui ne sont pas équivalentes.

Le Nebenkern des Insectes, qu'il reste granuleux comme chez quelques Orthoptères, ou qu'il devienne vésiculeux comme chez le *Pyrrhocoris*, est toujours constitué par l'ensemble des mitochondries de la spermatide ; c'est le chondriome tout entier, plus ou moins transformé, et il joue le même rôle dans l'architecture du spermatozoïde que le chondriome diffus de la spermatide du Rat par exemple.

Le Nebenkern des Gastéropodes pulmonés, au contraire, ne représente qu'une partie du chondriome ; et cette partie une fois différenciée ne joue plus aucun rôle et finit par être expulsée avec le plasma résiduel pendant la formation du spermatozoïde.

Il se comporte donc comme une sorte de déchet inutilisable, et Bolles Lee le considère en effet comme un élément en dégénérescence. Ce Nebenkern est donc bien différent de celui des Insectes, et, s'il faut le comparer à une autre formation cellulaire, on doit le rapprocher, ce me semble, du corps vitellin sphéroïde et feuilleté de quelques Araignées telle que la Tégénaire. Ce corps ne semble jouer aucun rôle, car les éléments vitellins apparaissent dans la masse vitellogène qui l'entoure, tandis que lui-même, formé aux dépens d'une partie des mitochondries, constitue un produit inutilisable pendant le développement de l'œuf, et que l'on peut suivre longtemps encore dans les tissus de l'embryon jusqu'à ce qu'il soit résorbé.

Altération des mitochondries.

Les altérations des chondriosomes, sous l'influence d'agents nocifs, ou d'une destruction de l'équilibre osmotique de la cellule, se traduisent presque toujours par un gonflement, qui peut être assez considérable. Les mitochondries prennent alors l'aspect de vésicules ou de boyaux dont la paroi est d'une épaisseur irrégulière et reste colorable, tandis que le centre paraît absolument fluide; certains colorants vitaux comme le Brillantkresylblau communiquent à cette partie centrale une teinte rose, signe de l'alcalinité, tandis que normalement les mitochondries sont acides. Chez les Infusoires asphyxiés ou comprimés, le gonflement peut être spontané; il correspond souvent en ce cas à la disparition des granules du macronucléus [1] et à la réaction fortement alcaline de tout le cytoplasma. Les plaquettes du Nebenkern des Pulmonés gonflé sous l'action de l'eau pure donnent des figures myéliniques : sphères emboîtées, boyaux contournés, etc.

Mais le gonflement des chondriosomes peut être un processus normal. Nous l'avons décrit dans la spermatogenèse de quelques Insectes, *Pyrrhocoris*, *Gryllus*, *Pygœra*, etc., et dans la forma-

1. J'ai montré que ces granules peuvent disparaître *in vivo* pour de très faibles alcalinités, et reparaître ensuite si le milieu redevient normal; la transformation devient irréversible si l'alcalinité a été trop forte.

tion des boyaux vitellogènes de **Van der Stricht**, ou des globules vitellin de l'œuf de *Ciona intestinalis* et de quelques autres Tuniciers. Le gonflement normal des mitochondries correspond ainsi à une transformation définitive de ces éléments. Quant au gonflement expérimental, il semble difficile actuellement d'en tirer quelque conclusion relative à la nature des mitochondries. Si l'on admet la présence d'acides gras dans ces granulations, il est facile de faire d'inutiles hypothèses sur la formation de savons en milieu alcalin, lesquels, plus ou moins solubles, feraient varier la tension superficielle de ces éléments.

Rôle des mitochondries.

Toute hypothèse sur le rôle des mitochondries dans les phénomènes de l'hérédité par exemple, ou dans la physiologie cellulaire étant écartée, il reste indubitable que ces éléments jouent un rôle dans la vie et l'évolution de la cellule sexuelle, que celle-ci soit un Protozoaire, ou un auxocyte de Métazoaire. Nous avons noté la présence de chondriosomes autour d'organes fonctionnels tels que le réservoir de la vésicule excrétrice des Infusoires; la fibrille contractile du pédicule de la Vorticelle, le filament axial du spermatozoïde etc.; et nous avons constaté leur rôle dans la formation et l'élaboration de produits deutoplasmiques de nature grasse : granulations vitellines, Nebenkern des Pulmonés, Dotterkern des Aranéides. La présence des mitochondries dans un très grand nombre de cellules autres que les cellules sexuelles montre que ces granulations ont une importance beaucoup plus générale dans la biologie cellulaire; on a déjà tenté d'esquisser leur rôle; mais celui-ci devrait plutôt être étudié à l'aide de méthodes physiologiques sur des cellules spécialisées dans l'exercice d'une fonction déterminée.

Explications des planches.

Planche XIX.

Fig. 1. — Mitochondries du *Carchesium polypinum* observées *in vivo*. *a*) état de repos. *b*) en voie de bipartition chez un individu venant de se diviser. *c*) gonflées au contact de l'eau. *d*) observées *in vivo* dans le cytoplasma d'un individu; renferment des granules.

Fig. 2. — Mitochondries de *Paramœcium caudatum* isolées dans l'eau, fixées par l'acide osmique et colorées par la fuchsine. *b*) sphérules contenant des granules fuchsinophiles.

Fig. 3. — Mitochondries? de l'*Arcella vulgaris*. *a*) colorées par le Brillantkresylblau (gonflées *légèrement* au contact de l'eau). *b*) granulations graisseuses colorées par OsO^4. Les autres figures représentent différents aspects des sphérules fixées par le peroxyde d'osmium.

Fig. 4. — Mitochondries de l'*Opisthonecta Henneguyi*. Osmium réduit (pyrogallol-éosine).

Fig. 5. — Id. osmium réduit. Hématoxyline ferrique de Benda, rubine.

Fig. 6. — Id. Tellyesniczky. Hématoxyline ferrique de Benda, rubine. Remarquer l'aspect sphérulaire des mitochondries.

Fig. 7. — Id , id. coupe du vestibule. Cils avec plateau strié et corpuscules basaux.

Fig. 8. — Id. Bouin. Hématoxyline ferrique de Benda, rubine.

Fig. 9. — Id. individu enkysté. Bouin. Hématoxyline ferrique, rubine.

Fig. 10. — Mitochondries du *Carchesium polypinum*. Osmium réduit; violet de gentiane au permanganate de potasse.

Fig. 11. — Id. coupe à travers le réservoir de la vésicule excrétrice. Méthode de Benda en Krystallviolett.

Fig. 12. — Id. même méthode; coupe tangente à la surface de l'Infusoire montrant les mitochondries sous la cuticule, ainsi que le sphincter de la collerette.

Fig. 13. — Coupe dans le pédicule du *C. polypinum* montrant la fibre contractile : *a*) le cordon plasmatique mitochondrial : *b*) la gaine élastique : *c*). Même méthode.

Fig. 14. — Mitochondries du *C. polypinum* altérées par le liquide de Maier; hématoxyline de Benda, rubine.

Fig. 15. — Id. altérées par une fixation à l'eau chaude alcoolisée. Liquide de Benda, violet de gentiane au permanganate de potasse.

Fig. 16. — Mitochondries de la *Campanella umbellaria*. Osmium réduit, violet de gentiane au permanganate. *a*) globules colorables par le rouge neutre renfermant des granulations diverses (corps de réserve).

Fig. 17. — Coupes dans le cytoplasma de deux individus de la même espèce, pris côte à côte dans la même préparation. *a*) individu à mito-

chondries vésiculeuses. *b*) individu dont *toutes* les mitochondries sont en voie de division.

FIG. 18. — Mitochondries de l'*Operculia notonectæ* (même échelle que les autres figures).

FIG. 19. — Mitochondries de *Paramœcium caudatum*. Osmium réduit, éosine.

FIG. 20. — Id. osmium réduit, hématoxyline de Benda, rubine. *a*) bol alimentaire. *b*) granulations diverses *m*) mitochondries. Les mitochondries sont inégalement décolorées.

FIG. 21. — Mitochondries de l'*Urostyla grandis*. Liquide de Maier; hématoxyline de Benda, éosine. Stades de division (stade I de la division de l'Infusoire).

FIG. 22. — Mitochondries du *Spirostomum ambiguum*; frottis traité par l'acétone et coloré par le violet de gentiane au permanganate.

PLANCHE XX.

FIG. 1-20. — *Pyrrhocoris apterus*.

FIG. 1, 2 et 3. — Spermatocytes de 1er ordre du *Pyrrhocoris* observés *in vivo* dans le liquide de Ringer légèrement dilué. On distingue les mitochondries disposées en grains, en chapelets et en filaments lisses.

FIG. 4. — Id. en voie de division, observé *in vivo* dans le liquide de Ringer.

FIG. 5. — Spermatocyte de 2e ordre observé dans les mêmes conditions, et montrant un corps mitochondrial compact et vacuolaire.

FIG. 6 et 7. — Différents aspects du Nebenkern dans la spermatide observée dans les mêmes conditions. *n*) noyau; *nbk*) Nebenkern.

FIG. 8. — Spermatocyte de 1er ordre; double coloration *in vivo* par le brun Bismarck et le rouge neutre dans le liquide de Ringer.

FIG. 9. — Spermatocyte d'*Apis mellifica*; double coloration *in vivo* par le violet dahlia et le rouge neutre; liquide de Pictet au chlorure de manganèse.

FIG. 10. — Spermatocyte de 1er ordre de *Pyrrhocoris*; coloration vitale par le violet dahlia en solution hypotonique ou accompagné d'éther à 4 p. 100. Les mitochondries sont sensiblement gonflées.

FIG. 11. — Le même spermatocyte après la mort. Les mitochondries gonflées imitent une structure mousseuse.

FIG. 12. — *a*) Spermatocyte de 1er ordre; *b*) spermatide fixé par le peroxyde d'osmium à 2 p. 100, traité par l'acide pyrogallique et coloré par l'aurantia. Les mitochondries et le Nebenkern sont fortement teintés.

FIG. 13. — *a*) Spermatocyte de 1er ordre; *b*) sp. de 2e ordre; *c*) spermatide fixé par l'acétone; triple coloration de Mallory. Les mitochondries et le Nebenkern ne sont pas altérés et sont fortement fuchsinophiles.

FIG. 14. — *a*) Spermatocyte de 1er ordre; *b*) spermatide, fixés par l'alcool, lavés au chloroforme; triple coloration de Mallory. Les mitochondries et le Nebenkern sont restés fuchsinophiles; le petit mitosome ou reste fusorial est coloré en bleu dans la spermatide.

FIG. 15, 16 et 17. — Spermatocytes traités par la méthode de Benda montrant divers aspects des mitochondries.

FIG. 18 et 19. — Deux aspects successifs d'une spermatide montrant le Nebenkern et son allongement de part et d'autre du filament axial. On voit le reste fusorial teinté en gris.

FIG. 20. — Portion du segment moyen d'un spermatozoïde mûr montrant la gaine formée par l'allongement du Nebenkern.

FIG. 21-25. — *Gryllus campestris*. 21 et 22. — Spermatocytes de 1er ordre montrant quelques mitochondries vésiculeuses formant de petits amas.

FIG. 23 et 24. — Deux stades de la mitose des spermatocytes de 1er ordre; disposition des chondriomites autour du fuseau.

FIG. 25. — Spermatocyte de 2e ordre avec un corps mitochondrial dense.

FIG. 26 à 38. — *Arion rufus*. 26. — Spermatocytes du 1er ordre observés *in vivo* dans le liquide de Pictet au violet dahlia. *a*) Mitochondries en bâtonnets courts. Le Nebenkern n'est pas encore coloré. *b*) Mitochondries en grains; le Nebenkern est coloré et altéré. *c*) aspects des éléments du Nebenkern après altération: figures myéliniques.

FIG. 27. — Spermatocyte traité par le peroxyde d'osmium et l'acide pyrogallique.

FIG. 28. — Spermatocyte d'*Helix pomatia* traité par la méthode de Sjövall.

FIG. 29. — Jeune spermatocyte d'Arion coloré par la méthode de Benda; mitochondries filamenteuses.

FIG. 30 et 31. — Id. même méthode: mitochondries granuleuses; formation des bâtonnets du Nebenkern.

FIG. 32. — Id., id. Les éléments du Nebenkern sont constitués.

FIG. 33. — Id., id. Mitose au stade de plaque équatoriale; les bâtonnets du Nebenkern sont aux pôles du fuseau.

FIG. 34. — Spermatocyte de 2e ordre; mitochondries et éléments du Nebenkern.

FIG. 35. — Spermatide avec un Nebenkern et un amas mitochondrial.

FIG. 36. — Transformation de la spermatide. Les mitochondries se massent à la base de la calotte nucléaire; on voit les deux centrosomes réunis par l'ébauche du filament axial, et le Nebenkern.

FIG. 37. — La spermatide s'allonge.

FIG. 38. — Spermatozoïde non débarrassé du plasma résiduel; les mitochondries ont formé deux filaments spiraux dans le segment moyen; le Nebenkern s'est désagrégé; on voit des granulations graisseuses à la partie inférieure.

PLANCHE XXI.

FIG. 1. — Jeune oocyte de *Julus terrestris*. Liquide de Zenker. Hématoxyline au fer de Benda. On voit des mitochondries en grains et en chaînettes.

FIG. 2. — Oocyte de *Julus* traité par la méthode de Benda. Mitochondries filamenteuses faiblement colorables, et grains violets; on distingue dans le cytoplasma quelques petites masses jaunâtres d'aspect nucléolaire.

FIG. 3. — Id., id. Les grains violets sont plus nombreux; le chondriome n'est pas individualisé.

FIG. 4. — Oocyte plus développé. Même méthode. Le chondriome, ou masse vitellogène, présente un contour net. A l'intérieur, mitochondries régulières peu colorées; autour, granulations deutoplasmiques fortement colorables.

FIG. 5. — Oocyte de *Julus*. Fixation au liquide de Zenker. Hématoxyline ferrique, orange G, éosine. Le chondriome est bien individualisé; les mitochondries sont jaunes; les granulations deutoplasmiques sont noires.

FIG. 6. — Id. Même méthode; les éléments deutoplasmiques, très abondants, masquent les mitochondries.

FIG. 7. — Id. Même méthode; même aspect que figure 5, stade plus avancé; les éléments deutoplasmiques sont peu abondants, et localisés à la surface interne du chondriome.

FIG. 8. — Oocyte de *Lithobius forficatus*. Méthode de Regaud; orange G. Les mitochondries se réunissent en masses compactes avant de se transformer en éléments deutoplasmiques.

FIG. 9. — Chondriome d'un jeune oocyte de *Julus* observé *in vivo*. Liquide de Pictet au violet dahlia; les mitochondries sont colorées. On voit la vésicule germinative avec un gros nucléole pâle.

FIG. 10. — Oocyte de *Julus* observé *in vivo*; liquide de Ringer, on voit les mitochondries dispersées dans le cytoplasma homogène; on voit une portion de la vésicule germinative avec le nucléole.

FIG. 11. — Même oocyte placé dans un liquide hypotonique ou dans une solution d'éther à 4 p. 1000. Les mitochondries sont gonflées, et finissent par imiter une structure alvéolaire ou spumeuse. La membrane de la vésicule germinative est plissée.

FIG. 12. — Oocyte de *Julus* observé *in vivo*; mitochondries et courts chondriomites.

FIG. 13. — Oocyte de *Julus*. Liquide de Zenker. Méthode de Mallory. Les mitochondries sont colorées par l'orange. La vésicule germinative est enveloppée par le chondriome.

FIG. 14. — Oocyte de *Tegenaria domestica*, liquide de Zenker. Hématoxyline, orange G. On voit une petite masse mitochondriale (*m*) colorée par l'orange.

FIG. 15. — Id. même méthode; stade plus avancé; une masse deutoplasmique apparaît au milieu du chondriome (*ch*).

FIG. 16. — Oocyte plus développé montrant le chondriome ou masse vitellogène entourant le corps vitellin, dont on voit la masse centrale et les lames concentriques.

Planche XXII

Observations faites *in vivo* avec le condensateur à éclairage ultramicroscopique de Reichert. Fig. 1 à 9 : grossissement = 1500 diamètres, fig. 10 et 11 gross. = 1000 d.
Objectif apochromatique à sec 3 m/m de Zeiss.

Fig. 1. — Cytoplasma homogène d'un Infusoire cilié (*Strobilidium gyrans*) s'écoulant dans l'eau et subissant un commencement de précipitation.

Fig. 2. — Boule sarcodique encore rattachée au cytoplasma du même Infusoire par un étirement de la pellicule.

Fig. 3. — Boule sarcodique montrant le cytoplasma homogène et les mitochondries.

Fig. 4. — *Strobilidium gyrans*. On voit le cytoplasma homogène et obscur, les mitochondries, le macronucleus granuleux et des globules graisseux.

Fig. 5. — Structure alvéolaire de Bütschli due au gonflement des mitochondries.

Fig. 6. — Mitochondries du *Strobilidium* isolées dans l'eau; à gauche : aspect nettement vésiculeux.

Fig. 7. — Appareil excréteur du *Carchesium polypinum*. V. vestibule; Ph. pharynx; VC. vésicule contractile; R. réservoir avec mitochondries très brillantes. Le cytoplasma renferme des mitochondries et quelques granules brillants.

Fig. 8. — Spermatocyte de 1er ordre du *Pyrrhocoris* montrant les mitochondries légèrement lumineuses et le noyau obscur.

Fig. 9. — Fragment d'un oocyte de *Julus* à chondriome diffus. Le cytoplasma est rempli de mitochondries M et renferme des amas brillants V de granulations graisseuses. La vésicule germinative, obscure, renferme un nucléole vacuolaire.

Fig. 10. — Chondriome compact d'un autre oocyte de *Julus* englobant la vésicule germinative.

Fig. 11. — Fragment d'un oocyte de *Tegenaria domestica*. Le cytoplasma est obscur; VC. Corps vitellin montrant les lamelles graisseuses très brillantes et le chondriome périphérique. Vg. Vésicule germinative.

Index bibliographique.

ALBRECHT (E.). [1903] — Ueber die Bedeutung myelinogener Substanz in Zelleben. *Verh. deutsch. pathol. Ges. Kassel*, p. 95-109.

— [1906 *a*] La composition des corpuscules rouges du sang. *XVe Congrès internat. de Méd., Lisbonne*, avril 1906. *Compt. rend. Anatomie*. p. 261.

— [1906 *b*] Sur la structure du protoplasma. *XVe Congrès internat. Méd., Lisbonne*, avril 1906. *Compt. rend. Anatomie*, p. 266.

ALTMANN (R.). [1886] — *Studien über die Zelle*. Leipzig.

— [1887] Die Genese der Zellen. *Beiträge zur Physiologie*. Leipzig.

— [1890] *Die Elementarorganismen und ihre Beziehungen zu den Zellen*. Leipzig.

— [1892 *a*] Ueber Kernstrukture und Netzstrukturen. *Arch. f. Anat. und Physiol. Physiol. abth.*

— [1892 *b*] Eine Beitrag zur Granulalehre. *Verh. d. Anat. Gesellsch.*, p. 220.

— [1892 *c*] Ueber Kernstruktur und Kerntechnik. *Verh. d. Anat. Gesellsch. Göttingen*.

— [1893] Die Granulalehre und ehre Kritik. *Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abth.*

— [1896 *a*] Ueber das wesentliche in der Zelle. *Arch. f. Anat. u. Phys.*, p. 427.

— [1896 *b*] Ueber die Granula und intergranular Substanzen. *Arch. f. Anat. u. Phys.* p. 360.

ANCEL. [1902] — Les corps intracytoplasmiques dans l'ovocyte d'Helix. *Compt. rend. Soc. Biol.*, t. LIV.

ANDREWS (Gw.). [1897 *a*] — The living substance. *Journal of Morphology*, vol. XII.

— [1897 *b*] *The living substance, as such and as organism*. Boston, Ginn and Co.

ARNDT (R.). [1876] — Ueber den Zellkern. *Sitzungsb. d. med. Vereins z. Greifswald*.

— [1881] Untersuchungen an den rothen Blutkörperchen der Wirbelthiere. *Virchow's Arch.*, Bd LXXXIII.

ARNOLD (J.). [1898] — Ueber Struktur und Architektur der Zellen. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd LII.

— [1899] W. Flemming und die Mitomlehere. *Anat. Anz.*, Bd XVI.

— [1900 *a*] Siderofele Zellen und die Granulalehre. *Anat. Anz.*, Bd XVII.

— [1900 *b*] Ueber Siderosis und siderosere Zellen, zugleich ein Beitrag zur Granulalehre. *Anat. Anz.*, Bd XVII.

— [1900 *c*] Granulabilder an der lebenden Hornhaut und Nickhaut. *Anat. Anz.*, Bd XVIII.

— [1900 *d*] Ueber Fettkörnchenzellen, ein weiterer Beitrag zur Granulalehre. *Virchow's Arch.*, Bd CLXI.

— [1901] Zur Kenntnis der Granula den Leberzelle. *Anat. Anz.*, Bd XX, p. 326-8.

— [1902] Ueber Plasmosomen und Granula der Nierenepithelium. *Arch. pathol. Anat.*, Bd CLXIX, p. 1-17.

— [1903] Weitere Mittheilungen ueber vitale und supravitale Granulafarbung. *Anat. Anz.*, Bd XXIV, p. 1-6.

— [1907] Plasmosomen, Granula, Mitochondrien, Chondriomiten und Netzfiguren. *Anat. Anz.*, Bd XXXI.

AUERBACH (L.). [1896] — Untersuchungen ueber die Spermatogenese von *Paludina vivipara*. *Jenaisch. Zeitsch. f. Naturw.*, Bd XXX, N. F. 23.

BALBIANI (E. G.). [1864] — Sur la constitution du germe dans l'œuf animal avant la fécondation. *Compt. rend. Acad. Sc. Paris*, t. LVIII, p. 584.

— [1865] Observations sur le rôle du noyau dans les cellules animales. *Compt. rend. Acad. sc.*, t. LXI, p. 1173.

— [1869] Memoire sur la *génération des Aphides*. *Ann. d. Sc. nat.*, sér. 5, *Zool.*, t. XI.

— [1873] Mémoire sur le *développement des Araneides*. *Ann. des Sc. nat. Zool.* 5e série, XVIII.

BALBIANI (F. G.). [1881] — Leçons sur les Protozaires. *Journ. micrographie*, t. V, p. 205 (structure réticulaire).
— [1883] Sur l'origine du follicule et du noyau vitellin de l'œuf chez les Géophiles. *Zool. Anz.*, Bd VI.
— [1893] Centrosome et Dotterkern. *Journ. Anat. et Physiol.*, t. XXIX.
BALLOWITZ. [1900] — Ueber d. Epithel. der Membrana elastica posterior des Auges, seine Kerne und eine merkwürdige Structur seiner grossen Zellsphären. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. LVI.
BARATT (J. O. W.). [1904 *a*] — Die Wirkung von Sauren und Basen auf lebende Paramœcien. *Zeit. Allg. Phys. Iena*. Bd IV.
— [1904 *b*] The lethal concentration of Acids and Bases in respect of *Paramœcium aurelia*, *Proc. R. Soc. London*, vol. LXXIV.
BAMBEKE (VAN). [1873] — De la présence du noyau de Balbiani dans l'œuf des Poissons osseux. *Bull. de la Soc. de méd. de Gand*, 1873.
— [1883] Contribution à l'histoire de la constitution de l'œuf. *Arch. de Biologie*, t. IV.
— [1893] Contribution à l'histoire de la constitution de l'œuf. *Bull. de l'Acad. Roy. de Belgique*, t. XXV, n° 4.
— [1898] Contribution à l'histoire de la constitution de l'œuf, III. *Arch. de Biologie* t. XV.
BARDELEBEN (V.). [1898] — Weitere Beitrage zur Parthenogenese beim Menschen. *Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss.*, Bd XXXI.
BEAUCHAMP (P.). [1909] — Les colorations vitales. *L'Année biologique*, t. XI.
BÉCHAMP (A.). [1875] — Les microzymas dans leurs rapports avec la fermentation et la physiologie. *Ass. fr. Avanc Sciences*.
— [1883] *Les mycrozymas dans leurs rapports avec l'hétérogonie, la physiologie et la pathologie*. Paris.
BENDA (K.). [1897] — Neuere Mittheilungen ueber die Histogenese der Säugetierspermatozoen. *Verh. d. phys. Ges. zu Kiel*.
— [1898] Ueber die Spermatogenese der Vertebraten und hoherer Evertebraten. *Verh. d. phys. Ges. zu Berlin*.
— [1900] Weitere Mittheilungen ueber die Mitochondria. *Verh. d. phys. Ges. zu Berlin*.
— [1900] Weitere Beobachtungen ueber die Mitochondria und ihre Verhältnis zu Sekretgranulationen nebst kritischen Bemerkungen. *Verh. d. phys. Ges. zu Berlin*.
— [1901] Die Mitochondriafarbung und andere Methoden zur Untersuchung der Zellsubstanzen. *Verh. d. Anat. Ges. Bonn*.
— [1903] Die Mitochondria der Nierenepithels. *Verh. d. Anatom. Gesells. 17e Versam. Heidelberg*.
— [1903] Die Mitochondria. *Erg. d. Anat. u. Entwicklungsgesch.* Bd XII.
BENEDEN (VAN) ET JULIN. [1884] — La spermatogenese chez l'Ascaride mégalocéphale. *Bull. Acad. Belg.*, ann. 53, série 3, t. VII.
BERTACCHINI. [1898] — Istogenesi dei nemaspermi di *Triton cristatus*. *Internat. monatsschr. f. Anat. und. Phys.*, Bd XV.
BEZZENBERGER (E.). [1904] — Ueber Infusorien aus asiatischen Anuren. *Arch. f. Prot.* Bd. III.
BISOGNI (CAR.). [1895] — Intorno all evoluzione del nucleo vitellino del *Salticus scenicus* e della *Scutigera coleoptrata*. *Intern. Monatschr. f. Anat. und Physiol.*, Bd. XII.
BLACKMAN. [1905] — The Spermatogenesis of the Myriapodes, III. The spermatogenesis of *Scolopendra heros*. *Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard*, vol. XLVIII.
BLUNTSCHLI (H.) [1904]. — Beobachtungen am Ovarialei der Monascidie *Cynthia microcosmus*. *Moph. Jahrb.*, Bd. XXXII.
BOLLES LEE (A.), [1888] — La spermatogenèse chez les Chétognathes. *La Cellule*, t. IV.
— [1895] La régression du fuseau caryocinétique, dans les spermatocytes des Helix. *La Cellule*, t. X.
— [1896] Sur le Nebenkern et sur la formation du fuseau dans les spermatocytes des Helix. *La Cellule*, t. XI.

BOLLES LEE (A.). [1898] — Les sphères attractives et le Nebenkern des Pulmonés. Réponse à certaines objections. *La Cellule*, t. XVI.
— [1904] La structure du spermatozoïde d'*Helix pomatia*. L'évolution du spermatozoïde d'*Helix pomatia*. *La Cellule*. t. XXI.
BONNEVIE (K.). [1904] — Zur Kenntnis der Spermiogenese bei den Gastropoden *Enteroxenos östergreni*. *Biol. Centralbl.*, Bd XXIV.
BOTT (K.). [1907] — Ueber die Fortpflanzung von *Pelomyxa palustris*. *Arch. f. Protistenkunde*, Bd VIII.
BOUIN (P.). [1898] — Sur la présence de formations ergastoplamiques dans l'oocyte d'*Asterina gibbosa*. *Bibliographie Anat.*, t. VI.
— [1898] Sur la présence de filaments particuliers dans le protoplasma de la cellule mère du sac embryonnaire des Liliacées. *Bibliographie Anat.*, t. VI.
— [1899] Sur la présence et l'évolution de formations ergastoplasmiques dans les cellules séminales de *Lithobius forficatus*. *Bibliog. anat.*, t. VII.
— [1900] Mitoses spermatogénétiques dans le testicule de *Lithobius forficatus*. Étude sur les variations de la Caryocinèse. *Congrès internat. de méd.*
— [1901] Sur le développement précoce de filaments axiles dans les spermatocytes de premier ordre chez *Lithobius forficatus*. *Bibliographie anatomique*, t. IX.
— [1901] Sur le fuseau, le résidu fusorial et le corpuscule intermédiaire dans les cellules séminales de *Lithobius forficatus*. *Compt. rend. Ass. Anat. Lyon.*
— [1905] Ergastoplasma, pseudo-chromosomes et mitochondria. *Arch. de zool. expériment. et gén.*, vol. III.
BOUIN (P.) et COLLIN. [1904] — Contribution à l'étude de la division cellulaire chez les Myriapodes. Mitoses spermatogénétiques chez *Geophilus linearis*. *Anat. Anzeig.*, Bd XX.
BOVERI. [1887] Ueber den Anteil des Spermatozoons an der Teilung des Eies. *Sitzungsber. d. Ges f. Morph. u. Phys. zu München*, Bd III.
BRONSKY (A.). [1908] *Sur la structure intime de Frontonia leucas*. Genève, Kundig, édit.
BROMAN (IVAR). [1900] — *Bidrag til Kännedomen om Batrachie Spermiernas Byggnad.*, Lund.
— [1900] Ueber Bau und Entwickelung der Spermien von *Bombinator igneus*. *Anat. Anzeig.* Bd XVII.
BROWN (HERB.). [1885] — On spermatogenesis in the Rat. *Quaterly Journ. of microscop. Soc.*, vol. XXV.
BRÜNN (V.). [1884] — Untersuchungen ueber die Doppelteform der Samenkörper von *Paludina vivipara*. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd XXIII.
— [1884 *b*] Beiträge zur Kenntniss der Samenkörper und ihren Entwicklung bei den Säugethieren und Vogeln. *Arch. f. mikros. Anat.*, Bd XXVIII.
BÜTSCHLI (O.). [1871] — Nähere Mittheilungen ueber die Entwicklung und den Bau der Samenfaden der Insekten. *Zeitsch. f. wiss. Zool.*, Bd XXI.
— [1871 *b*] Vorlaufige mittheilung uber Bau und Entwicklung der Samenfaden bei Insekten und Crustaceen. *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd XXI.
— [1892] *Untersuchungen ueber mikroscopische Schaume und das Protoplasma*. Leipzig, p. 61 und 129.
CALKINS (G.-N.). [1895] — The Spermatogenesis of *Lumbricus*. *Journ. of morphology*, vol. XVI.
CHAMPY (CHR.). [1909] — A propos des mitochondries des cellules glandulaires et des cellules rénales. *Compt. rend., Soc. Biol.*, t. LXVI.
— [1909] Mitochondries et corps chromatoïdes des spermatogonies des Anoures. *Compt. rend., Soc. Biol.*, t. LXVI.
CARNOY. [1889] — La cytodiérèse chez les Arthropodes. *La Cellule*, t. I, Louvain.
COLLIN (R.). [1901] Note sur la transformation de la spermatide en spermatozoïde chez *Geophilus lunaris* Koch. *Bibliographie anatomique*, t. IX.
COLOMBO (GIOVANI). [1904] — Studio critico sulle granulazioni del Protoplasma. *Nuovo Raccogl. med. Assoc.*, 3, fasc. 1-2, p. 1-6.
COMES. [1905] — Sulla zona plasmatica perinucleare nell'oocite di alcuni Teleostei. *Bollett. Accad. Gioenia Catania*, fasc. LXXVVI.

COMES. [1906] — Sulle relazioni tra vesicola germinativa ed ooplasma nell'oocite di *Serranus scriba*. *Anat. Anz.*, Bd XXVIII.
— [1907] Untersuchungen ueber den Chromidialapparat der Gregarinen. *Arch. f. Protist.* Bd. X.
CONTE (A.) et VANEY (C.). [1903] — Sur la structure de la cellule trachéale d'Oestre et l'origine des formations ergastoplasmiques. *Compt. rend, Acad. sc. Paris*, t. CXXXVI, p. 561.
CRAMPTON (H. E.). [1899] — Studies upon the early history of the Ascidian egg I. *Journ. of morphology*, vol. XV, suppl.
CRATO. [1896] — Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Elementarorganismen. *Beitr. z. Biologie der Pflanzen v. E. Cohn*, Bd VII.
CRETY (C.). [1895] — Contribuzione alla conoscenza dell'ovo ovarico. *Ricerche fatte nel Laboratorio di Anatomia normale della R. Università di Roma*. Vol. IV, fasc. 3.
CZERMAK (J.). [1853] — Ueber den Stiel der Vorticellinen. *Zeitschr. f. wiss. Zool.* Bd IV, p. 438.
CZERMAK (N.). [1901] — Die Mitochondrien des Forelleneies. *Anat. Anz.*, Bd XX.
DEGEN (A.). [1905] — Untersuchungen ueber die kontractile Vacuole und die Wabenstruktur des Protoplasmas. *Bot. Zeit.*, Bd LXIII, 1 pl.
DEPDOLLA (PH.). [1905] — Untersuchungen ueber die Spermatogenese von *Lumbricus terrestris*. *Zool. Anz.*, Bd XXVIII.
DUBOIS (R.). [1896] — *Leçons de physiologie générale et comparée*. Paris.
— [1905] La création de l'être vivant et les lois naturelles. *Revue des Idées*, mars 1905.
— [1906] 1° Remarque à propos de la note de M. E. Fauré sur la structure du protoplasma chez les Protozaires. *Compt. rend. Soc. Biol.*, t LX, p. 528-9. 2° Les vacuolides, réponse à M. J. Kunstler. *Ibid.*, p. 526.
DUBREUIL. [1909] — Origine, destinée et appareil mitochondrial des Plasmazellen du grand épiploon chez le Lapin. *Compt. rend. Soc. Biol.*, t. LXVII.
DUESBERG (J.). [1907] — Der mitochondrial Apparat in den Zellen der Wirbeltiere und Wirbellosen. *Arch. f. mikr. Anat. und Entwicklungs.*, Bd LXXI.
— [1908] La spermiogénèse chez le Rat. *Arch. für Zellforschung*, Bd 2e série II.
DUJARDIN. (F.). [1835] — Recherches sur les organismes inférieurs. *Annales des sciences naturelles*, t. IV.
— [1841] *Histoire naturelle des Zoophytes Infusoires* (Suites à Buffon), encyclopédie Roret. Paris.
DURME (VAN). [1907] — Les mitochondries et la méthode de Sjöval dans l'ovogénèse des Oiseaux. *Ann. Soc. de méd. de Gand.* Vol. LXXXVII.
DUVAL (M.). [1879] — Recherches sur la spermatogenèse étudiée chez quelques Gastéropodes pulmonés. *Revue des Sc. nat.*, t. VIII, et *Journ. microgr.*, t. III.
— [1879] Etudes sur la spermatogenèse chez la Paludine vivipare. *Revue des sc. nat.*, t. VIII, et *Jour. microg.* t. IV.
EISMOND. [1898] — Sur l'état plurinucléaire des cellules en général et des cellules œufs en particulier. *Bibl. Anat.*, t. VI.
ELPATIEWSKY. [1907] — Zur Fortpflanzung von *Arcella vulgaris*. *Arch. f. Prot.*, Bd X.
ENRIQUES (PAOLO). [1908] — Die Conjugation und sexuelle Differenzierung der Infusorien. *Arch. f. Prot.*, Bd XII.
ENTZ (GESA) SEN. [1892] — Die elastischen und contractiles Element der Vorticellinen. *Natur. und Math. Berichten aus Ungarn*, Bd X.
— [1903] Ueber einige Patagonische Protozoen. *Math. und Naturwiss. Berichte aus Ungarn.*, Bd XXI.
ENTZ (GESA) JUN. [1909] — Studien ueber Organisation und Biologie der Tintinniden. *Arch. f. Probistenkunde*, Bd XV.
ERLANGER (V. R.). [1896] — Ueber den sogennanten Nebenkern in den Männlichen Geschlechtzellen der Insekten. *Zool. Anz.*, Bd. XIX.
— [1897 *a*] Ueber Spindelreste und den echten Nebenkern in den Hodenzellen. *Zool. Centralblat.*, Jahrg IV.
— [1897 *b*] Bemerkungen ueber die wurmförmigen Spermatozoen von *Paludina vivipara*. *Anat. Anz.*, Bd XIV.

EHRLICH UND LAZARUS. [1897] — Ueber die Darstellung und Bedeutung der Zellgranula, *in Nothnagel, Spec. Pathol. in Therapie.*, Bd VIII (T.) Anämie, 1re partie, Normale. u. path. Histol. d. Blutes.

FABRE-DOMERGUE. [1887] — Sur la structure réticulée du protoplasma des Infusoires. *C. R. Acad. Sc.*, CXIV.

— [1888] Recherches anatomiques et physiologiques sur les Infusoires ciliés. *Ann. Sc. nat. Zool.*, V.

FAGE (L.). [1904] — Sur les formations ergastoplasmique des cellules néphridiales de Sangsue. *C. R. Acad. Sc.*, CXXXVIII, p. 1450.

FAURÉ-FREMIET. [1904 *a*] — Sur la structure du protoplama chez les Vorticellides. *C. R. Soc. Biol.*, t. LVI, p. 761.

— [1904 *b*] Sur la structure du protoplasma chez les Infusoires ciliés. *C. R. Soc. biol.*, t. LVII, p. 423.

— [1905] Contribution a l'étude du protoplasma. Le *Cochliopodium pellucidum. Arch. Anat. microscop.*, t. VIII.

— [1906] Sur la structure du protoplasma chez les Protozoaires. *C. R. Soc. Biol.*, t. LIX, p. 697, id. *C. R. Acad. Sciences.*

— [1906 *b*] Le *Glaucoma piriformis* et l'organisation de la subst. vivante. *C. R. Assoc. de Anatomistes Bordeaux.*

— [1907] L'organisation de l'*Opercularia nolonectæ* dans ses rapports avec la cytologie générale. *C. R. Assoc. Anat. Lille.*

— [1907 *b*] Mitochondries et sphéroplastes chez les Infusoires ciliés. *C. R. Soc. biol.*, t. LXII, p. 523.

— [1908 *a*] Sur le *Strobilidium gyrans. C. R. Assoc. Anat. Marseille.*

— [1908 *b*] Evolution de l'appareil mitochondrial dans l'œuf de *Julus terrestris. C. R. Soc. biol.*, t. LXIV, p. 1057.

— [1908 *c*] Sur l'étude ultra-microscopique de quelques Protozaires. *C. R. Soc. biol.* t. LXIV, p. 582.

— [1908 *d*] La Protistologie. Quelques uns de ses récents progres. *Revue Gen. des Sciences*, 19e année, n° 8.

— [1908 *e*] Le *Tintinnidium inquilinum. Arch f. Protistenk.*, Bd XI.

— [1909] Sur les réactions de quelques mitochondries. *C. R. Acad. de Paris.*, 12 juil.

— [1910] Mitochondries et liposomes. *C. R. Soc. Biol.* t., LXVIII.

— [1910 *b*] La continuité des mitochondries à travers des générations cellulaires et le rôle de ces éléments. *Anat. Anzeig.* Bd XXXVI.

FAURÉ-FREMIET, MAYER ET SCHLEPFER. [1909] — Sur la constitution et le rôle des mitochondries. *C. R. Soc. biol.*, t. LXVI, p. 921.

— [1909 *b*] Sur les reactions chimiques des mitochondries *C. R. Soc. Biol.* t. LXVII, p. 769

FIELD (G.-W.). [1895] — On the Morphology and Physiology of the Echinoderm Spermatozöon., *Journ. of. Morphology*, vol. XI.

FISCHER. (A.). [1899] — *Fixierung, Färbung und Bau des Protoplasmas.* Jena.

— [1901] Ueber protoplasmastruktur: antwort an O. Butschli. *Arch. Entwikl. Mech* Bd XIII, p. 1-33.

— [1905] Eine neue Glycogenfarbung. *Anat. Anzeig.*, Bd XXVI.

FLEMMING. [1882] — *Zellsubstanz, Kern und Zelltheilung.* Leipzig.

— [1897] Morphologie der Zelle. *Ergebnisse der Anat. und Entwicklungsgesch*, Bd III, 1893. Wiesbaden 1894. *Id.*, 1895, id, Bd. V, 1895. *Id.*, 1898, id. Bd VII.

FOOT (K.). [1897] — Yolk nucleus and polar rings. *Journ. of. Morphology.*, vol. XII.

FOOT AND STROBEL. [1902] — The Spermatozoa of *Allobophora fœtida. Amer. Journ. of Anat.*, t. I.

FRANCÉ (RAOUL). [1905] — *Die Organisation des Protoplasmas.* Frankfurt-a-Mein.

FRANZ (VIKTOR). [1908] — Die Eiproduktion der Scholle (*Pleuronectes platessa* L.). *Arbeit. d. Deutsch. wiss. Kommission für die internat. Meeresforschung*, Bd XI.

GAIDUKOW. [1907] — Ultramikroskopische Untersuchungen über das Protoplasma. *Med. Klin. Jahrg.*, 3, *Deutsch. med. Wochenschr.*, Jahrg. 33.

— [1907] Die Ultramikroskopie an Zellen. *München. med. Wochenschr.*, Jahrg., Bd LIV.

GASPARIS (DE) [1881] — Intorno al nucleo vitellino delle Comatule. *Rendic. dell' Acca. d. s. fis. e nat. di Napoli.*

GERARD (P.). [1908] — Recherches sur la spermatogenèse chez *Stenobothrus biguttulus*. *Arch de Biologie*, t. XXIV.

GIARDINA. [1902] — Sui primi stadii dell' ovogenesi e principalmente sulle fasi di synapsi. *Anat. Anz.*, Bd XXI.

— [1904] Sull' esistenza di una speziale zona plasmatica perinucleare nell' ovocite e su altre questioni che vi connettono. *Giorn. Sc. nat. e. econom.*, vol. XXIV, p. 114-73.

GIGLIO-TOS E GRANATA. [1908] — I mitochondri nelle cellule seminali maschili di *Pamphagus marmoratus*. *Biologica*, vol. II, n° 4, Turin.

GILSON. [1885] — Étude comparée de la spermatogenèse chez les Arthropodes. *La Cellule*, t. I.

GINESTE (CH.). [1905] — De l'organisation de la substance vivante. *Actes Société Linnéenne de Bordeaux*, t. LIX.

GIOVANNI (DE). [1870] — Osservazioni sulla sostanza jalina dei corpusculi amiboidi. *Rend. del R. instituto Lombardo*, Série II, vol. III, p. 607.

GODLEWSKI. [1897] — Weitere Untersuchungen ueber die Umwandlungdweise der Spermatiden in Spermatozoen bei *Helix pomatia*. *Anzeiger d. Akad. d. Wissensch. Krakau, Bull. internat. Acad. Sciences Cracovie*, 1897.

— [1901] Ueber die Entwicklung des quergestreiften muskulösen Gewebes. *Bull. intern. de l'Acad. des Sc. de Cracovie*. Mars.

GOLDSCHMIDT. [1904] — Die Chromidien der Protozoen. *Arch. für Prot.* Bd V, p. 126-44.

— [1904] Der Chromidialapparat lebhaft funktionieren der Gewebszellen (Nematoden). *Zool. Jahrb.*, Bd XXI, H. 1, p. 41-140, 6 pl.

— [1909] Das Skelett der Muskelzelle von *Ascaris* nebst Bemerkungen über den Chromidialapparat der Metazoenzelle. *Arch. f. Zellforchung*, Bd IV.

GRAF (A.). [1897] — On the Use of picro-formaline in cytological technic. *Sate Hopitals. Bull. of New-York.*

GREEF (R.). [1870-1] — Untersuchungen über den Bau und die Naturgeschichte der Vorticellines. *Arch. f. Naturgesch.*, Bd. II, abth. XXXVI-VII.

GREELEY (A. W.). [1904] — Experiment on the physical structure of the protoplasm of *Paramecium*. *Biol Bull. Woods Holl.*, vol. VII, p. 3-32, 6 fig.

GROBBEN. [1878] — Beiträge zur Kenntniss der männlichen Geschlechtsorgane der Dekapoden. *Arb. a. d. Zool. Inst. d. Univ. Wien.*

GUIGNARD (L.). [1899] — Le développement du pollen et la réduction chromatique dans le *Naias major*. *Arch. d'Anat microscopique*, t. II.

HAMBURGER (CLARA). [1902] — Beiträge zur Kenntnis von *Trachelius ovum*. *Arch. f. Protistenk.*, Bd II.

HEATHCOTE (F. G.). [1886] — The early development of *Julus terrestris*. *Quart. Journ. of. microsc. Science*, vol. XXVI.

HEIDENHAIN (M.). [1894] — Neue Untersuchungen über die Centralkörper. *Arch. für mikr. Anat.*, Bd XLIII.

— [1900] Ueber die Centralspindel und Pseudochromosomen, sowie über ihr Verhältniss zu den Idiozomen, Chondriomiten und Archoplasmaschleifen. *Anat. Anz.*, Bd XVIII.

— [1907] *Plasma und Zelle*. (Erste Abteilung), Jena.

HEITZMANN [1873]. — Untersuchungen ueber das Protoplasma : I. Bau des Protoplasma. II. Das Verhältniss zwischen Protoplasma und Grundsubstanz im Thierkörper. III. Die Lebensphasen des Protoplasmas. *Setz. sur k. Akad. de Wiss. Wien*, Bd LXVII.

HELD. [1905] — Die Entstehung der Neurofibrillen. *Neurol. Centralbatt.* Bd XXIV.

HENKING (H.). [1891] — Untersuchungen über die ersten Entwicklungsvorgänge in den Eiern der Insekten. II. Ueber Spermatogenese und deren Beziehung zur. Eientwicklung bei *Pyrrhocoris apterus*. *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd LI.

HENNEGUY (L. F.). [1887] — Sur la vésicule de Balbiani. *C. R. Soc. Biol.*, t. IV, et *C. R. Soc. Philomathique*, 1887.

— [1888] Recherches sur le développement des Poissons osseux. *Journal de l'Anat. et Physiol.*, t. XXIV.

HENNEGUY (L. F.). [1890] — Sur un Infusoire hétérotriche *Fabrea salina*. *Ann. Microgr.*, t. III.
— [1893] Le corps vitellin de Balbiani dans l'œuf des Vertébrés. *Journ. Anat. et Physiol. norm. et path.*, t. XXIX.
— [1896] *Leçons sur la cellule*. Paris.
— [1904] *Les insectes, morphologie, reproduction, embryogénie*. Masson, édit., Paris.
— [1906] Recherches sur le mode de formation de l'œuf ectolécithe du *Distomum hepaticum*. *Arch. Anat. microscopique*, t. XI.
HENSCHEN. [1903] — Zur Struktur der Eizelle gewissen Crustaceen und Gastropoden. *Anat. Anz.*, Bd XXIV.
HERMANN (F.). [1889] — Beiträge zur Histologie des Hodens. *Arch. f. mikrosk. Anat.*, Bd XXXIV.
— [1891] Beitrag zur Lehre von der Entstehung der karyokinetischen Spindel. *Arch. für mikr. Anat.*, Bd XXXVII.
— [1897] Beiträge zur Kenntniss der Spermatogenese. *Arch. f. mikrosk. Anat.*, Bd L.
HERRERA (A. L.). [1902] — Note sur l'imitation du Protoplasma. *Bullt. Soc. Zool. France*, p. 144-149.
HERTWIG (O.). [1892] — *Die Zelle und die Gewebe*. Jena. *La cellule et les tissus*, traduction Ch. Julin. Paris, 1903.
HERTWIG (R.). [1892] — Ueber Befruchtung und Konjugation. *Verh. d. Deutschen Zool. Gesellschaft*.
— 1899] Ueber Encystierung und Kernvermehrung bei *Arcella*. *Festschrift zum 70 Geburtstag von Karl v. Kupffer*.
[1902] Die Protozoen und die Zelltheorie. *Arch. fur Prot.*, Bd I, p. 1-38.
HOLLANDER (D'). [1902] — Le noyau vitellin de Balbiani et les pseudo-chromosomes chez les Oiseaux. *Verh. der Anat. Gesellsch. 16 Vers. Halle*.
— [1904] Recherches sur l'oogenese et sur la structure et la signification du noyau vitellin de Balbiani chez les Oiseaux. *Ann. Soc. Med. de Gand.*, 1903. *Arch. Anat. microsc.*, t. VII.
IKENO (S.). [1903] — Beiträge zur Kenntnis der pflanzlichen Spermatogenese : Die Spermatogenese von *Marchantia polymorpha*. *Beih. zum Bot. Cent.*, XV.
ISSEL (R.). [1906] — Intorno alla struttura ed alla biologia dell' infusorio *Trichodinopsis paradoxa*. *Ann. d. Museo Civico de Storia Nat. de Genova*, Série 3, vol. II (XLII).
JATTA. [1882] — Sulle forme che assume il nucleo vitellino delle *Asteria* e di alcuni Ragni. *Att. Accad. Napoli*, vol. IX.
JENSEN (O.). [1883] — Recherches sur la spermatogenèse. *Arch. de biologie*, t. IV.
KING (DEAN). [1901] — The maturation and fertilization of the Egg of *Bufo lentiginosus*. *Journ. of Morph.*, vol. XVII.
KLEINERT. [1909] — Die Spermatogenese von *Helix nemoralis* und *hortensis*. *Jenaische Zeitschrift fur Naturwiss*. Bd XLV.
KLEMM (T.). [1895] — Desorganisationserscheinungen zur Zelle. *Jahrb. f. wiss. Bot.*, Bd XXVIII, p. 627.
KOEHLER. [1892] — Recherches sur la double forme des spermatozoïdes chez le Murex. *Recueil Zoolog. Suisse*, t. V.
KOFOID (CH.). [1903] — On the Structure of *Protophrya ovicola*. *Mark Anniversary Volume*, article V, pp. 111-120, pl. VIII.
KÖLLIKER. [1889] — *Handbuch des Gewebelehre des Menschen*. Leipzig.
KOLOSSOW. [1892] — Beitrag zur Lehre von den Entwicklung den Samenfäden bei Säugethieren. *Centralbl. f. d. Med. Wiss. Jahrg.* 26.
KÖLSCH (K.). [1902] — Untersuchungen über die Zerfliessungserrcheinungen der Ciliaten Infusorien. *Zool. Jahrb. Anat.*, Bd XVI.
KOLTZOFF (K.). [1905] — Studien über die Gestaltt der Zelle. I. Untersuchungen über die Spermien der Decapoden als Einleitung in das Problem der Zellengestaltt. *Arch. f. mikrosk. Anat.*, Bd LXVII.
KOPSCH. [1902] — Die Darstellung des Binnennetzes in spinalen Ganglienzellen und anderen Körperzellen mittels Osmiumsäure. *Sitzungsber d. K. Preuss. Akad. d. Wiss. zu Berlin*, Bd XL.
KORFF (V.). [1899] — Zur Histogenese der Spermien von *Helix pomatia*. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd LIV.

KOROTNEFF. [1887] — Beiträge zur Spermatologie. *Arch. f. mikr. Anat.* Bd XXXI.
— [1909] Mitochondrien, Chondriomiten und Faserepithel der Tricladen. *Arch. f. Mikrosk. Anat.*, Bd LXXIV.
KUNSTLER. [1882] — De la constitution du protoplasma. *Bull. Scient. du Nord*, XIV, p. 195-203.
— [1882] Contribution à l'étude des Flagellés. *Bull. Soc. Zool de France.*
— [1882] Nouvelle contribution à l'étude des Flagellés. *Bull. Soc. Zool. France.*
— [1884] *Trichomonas vaginalis. Journ. Microgr.*
— [1884] Sur un Rhizopode. *C. R. Acad. de Paris*, IC, p. 337.
— [1887] La structure réticulée des Protozoaires. *C. R. Acad. Sc.*, t. CIV.
— [1888] Les éléments vésiculaires du protoplasma chez les Protozoaires. *C. R. Acad. Sc.*, t. CVI.
— [1889] Recherches sur la morphologie des Flagellés. *Bull. scient. France et de la Belgique*, t. XX.
— [1895] Fragments de Biologie cellulaire. *Mém. Soc. Sc. phys. et nat. Bordeaux.*
— [1898] Observations sur le *Trichomonas intestinalis. Bull. de France et Belgique*, XXXI.
KUNSTLER ET GINESTE. [1902] — Note préliminaire sur l'Opaline dimidiate. *Bibliographie Anat.*, fasc. 3.
— [1905] Les sphérules trophoplasmiques des Infusoires ciliés. *C. R. Acad. Sc.* Paris, t. CXLI.
— [1906] Les sphérules protoplasmiques. *Gaz. hebd. de méd. Bordeaux*, n° 33.
— [1906] Les sphérules chromophiles chez les Protozoaires. *C. R. Assoc. Anat. Bordeaux.*
KUPFFER. [1875] — Die Stammœrwandtschaft zwischen Ascidien u. Wirbelthieren. *Arch. f. mikrosk. Anat.*, Bd VI.
LABBÉ (A.). [1904] — La maturation des spermatides et la constitution des spermatozoïdes chez les Crustacés Décapodes. *Arch. Zool. exp.*, vol. II. *notes et revues*, I, XIV.
LAGUESSE. [1910] — Revue annuelle d'anatomie. *Revue générale des Sc.*, 1910.
LAMS (H.). [1905] — Contribution à la étude de la genèse du vitellus dans l'ovule des Téléostéens. *Arch. Anat. microsc.*, t. VI.
— [1906] Le corps vitellin de Balbiani et la masse vitellogène dans l'oocyte de *Rana temporaria. Verh. d. Anat. Gesell. Rostock.*
— [1907] Contribution à l'étude de la genèse du vitellus dans l'ovule des Amphibiens (*Rana temporaria*). *Arch. Anat. microsc.*, t. IX.
— [1908] Les divisions des spermatocytes chez la Fourmi (*Camponotus herculeanus*). *Arch. für Zellforschung*, Bd I.
LAMS (H.) ET DOORME (J.). [1907] — Nouvelles recherches sur la maturation et la fécondation de l'œuf des Mammifères. *Arch. de Biologie*, t. XXIII.
LAUNOY (L.). [1908] — Contribution a l'étude histophysiologique de l'autolyse aseptique du foie. *Annales de l'Institut Pasteur*, vol. XXIII.
LÉGAILLON (A.). [1902-3] — Sur le développement de l'ovaire de *Polyœnus lagurus. Bull. Soc. philomath.*, 9e série, t. V, p. 70.
LECLERCQ (E.). [1894] — Contributions à l'étude du Nebenkern ou corpuscule accessoire dans les cellules. *Bull. Acad. Roy. Belgique*, Ann. 60, série 3, t. XX.
LEGENDRE (R.). [1909] — Contribution à la connaissance de la cellule nerveuse. *Arch. d'Anat. microsc.*, t. X.
LEGER ET DUBOSCQ. [1904] — Notes sur les Infusoires endoparasites. III. *Opalina saturnalis.* L. D. *Arch. zool. exp. et gén.* 1e série, t. II.
LENHOSSÈK (v. M.). [1898] — Untersuchungen ueber Spermatogenese. *Arch. f. mikr. anat.*, Bd LI.
LEYDIG. [1864] — *Vom Bau des tierischen Körpers.* 1 Band, Tubingen.
LIEBREICH. [1863] — Ueber die Enstehung der Myelinformen. *Virchow's Arch. f. pathol.*, Bd XXXII, p. 387.
LOEB. [1908] — *La dynamique des phénomènes de la vie.* Traduction. Paris, Alcan.
LOISEL (G.). [1901-1902] — Étude sur la spermatogenèse chez le Moineau domestique. *Journ. Anat. et Physiol.*, t. XXXVII et XXXVIII.
LOYEZ (M.). [1906] — Recherches sur le développement ovarien des œufs méroblastiques à vitellus nutritif abondant. *Arch. Anat. micros.*, t. VIII.

LOYEZ (M.). [1909] — Les premiers stades de la vitellogenèse chez quelques Tuniciers. *Assoc. anatom. Nancy.*
— [1909] Sur la formation de la graisse dans l'oocyte d'un Saurien. *C. R. Soc. Biol.*, t. LXVI.
— [1909] Le corps vitellin de l'oocyte de *Pyrrhocoris apterus*. *Arch. d'anat. microsc.*, t. X.
LUBBOCK (JOHN). [1861] — Notes on the generative Organs and the Formation of the Egg in the Annulosa. *Philos. Transact.*
LUDOSCH. [1901] — Ueber die Eireifung der Metazoen, insbesondere ueber die Rolle der Nucleolarsubstanz und die Ersch. der Dotterbildung. *Erg. der Anat. und Entwi. Merkel und Bonnet*, Bd XI.
MAGGI (L.). [1876] — La mielina nella diffluenza degli Infosori. *Rendic. Ist. Lomb. Sc. Lett.*, vol. IX.
— [1878] I plastiduli nei ciliati e plastiduli liberamente vivente. *Atti della Soc. it. di Scienze nat. Milano.*
MAIER (HER. N.). [1903] — Ueber den feineren Bau der Wimperapparate der Infusorien. *Arch. für Protistenkunde*, Bd. II.
MANN (G.). [1906] — Définition, structure et composition du protoplasma. *XVe Congrès Internat. médecine. Lisbonne. C. Rend.* (discussion, p. 265, P. ALBRECHT).
MARCEAU (FR.). [1903] — *Recherches sur la structure et le développement comparé des fibres cardiaques dans la série des Vertébrés.* Thèse Paris.
MARSHALL (W.-S.). [1907] — Contribution towards the embryology and anatomy of *Polistes pallipes*. *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd LXXXI.
MARTIN (H.). [1882] — Recherches sur la structure de la fibre musculaire striée et sur les analogies de structure et de fonction entre le tissu musculaire et les cellules à bâtonnets. *Arch. de physiologie norm. et path.*
MARTINI (E.). [1905] — Beobachtungen an *Arcella vulgaris*. *Zeitschr. für wissensch. Zool.*, Bd LXXIX.
MAUPAS (E.). [1883] — Contribution à l'étude morphologique et anatomique des Infusoires ciliés. *Arch. zool. exp. et gén.*, 2e série, vol. I.
MAWAS (J.). [1909] — La structure de la rétine ciliaire et la sécrétion de l'humeur aqueuse. *C. R. Association des Anatomistes*, 11e réunion. Nancy.
MAYER ET SCHAEFFER. [1908] — Sur la structure des gels. Application à l'étude de la constitution du protoplasma et des liquides de l'organisme. *C. R. Soc. Biol.*, t. LXIV, p. 681.
— [1909] Contribution à l'étude des acidalbumines, particulièrement des acidalbumines d'acides gras. *Arch. di Fisiologia*, vol. VII.
MEAD. [1897] — The origin of the egg centrosomes. *Journ. of morphology*, vol. XII.
MERCIER (L.). [1907] — Recherches sur les Bactérioides des Blattides. *Arch. für Protistenkunde*, Bd IX.
MERTENS. [1893] — Recherches sur la signification du corps vitellin de Balbiani dans l'ovule des Mammifères et des Oiseaux. *Arch. de biologie*, t. XIII.
MESNIL (F.). [1905] — Chromidies et questions connexes. *Bull. Inst. Pasteur*, 3e année, t. VIII, p. 313-22.
METCALF (MAYNARD). [1909] — Opalina. *Arch. f. Protistenkunde*, Bd XIII.
METZNER (RUD). [1890] — Ueber die Beziehungen der Granula zum Fettansatz. *Arch. f. Anat. u. Phys. anat. Abt.*
— [1894] Beiträge zur Granulalehre I. Kern und Kernteilung. *Arch. f. Anat. und Physiol., Physiol. abt.*
MEYES (F.). [1895] — Ueber eine Metamorphose der Attraktionssphäre in den Spermatogonien von *Salamandra maculosa*. *Arch. f. mikrosk. anat.*, Bd XLIV.
— [1896] Ueber die Entwicklung der Männlichen Geschlechtszellen von *Salamandra maculosa*. *Arch. f. mikr. anat.*, Bd XLVIII.
— [1896] Zelltheilung. *Ergebnisse der Anat. und Entwicklungsg.*, Bd VI, Wiesbaden, 1897.
— [1897] Ueber Centralkörper in Männlichen Geschlechtzellen von Schmetterlingen. *Anat. Anz.*, Bd XIV.
— [1897] Ueber struktur und Histogenese der Samenfäden von *Salamandra maculosa*. *Arch. f. mikr. anat.*, Bd L.

MEYES (F.). [1898] — Zelltheilung. *Ergebnisse d. Anat. und Entwicklungsg.*, Bd VIII, 1898. Wiesbaden, 1899.
— [1899] Ueber Struktur und Histogenese der Samenfaden der Meerschweinchens. *Arch. f. mikrosk. Anat.*, Bd LIV.
— [1900] Ueber den v. la Valette St-George entdeckten Nebenkern (Mitochondrienkörper) der Samenzellen. *Arch. f. mikrosk. Anat.*, Bd LVI.
— [1901] Struktur und Histogenese der Spermien. *Anat. Hefte*, Bd XI, Wiesbaden, 1902.
— [1902] Ueber oligopyrene und apyrene Spermien und ueber ihre Entstehung, nach Beobachtungen an *Paludina* und *Pygæra*, *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd LXI.
— [1903] Zur Struktur der roten Blutkörperchen bei Amphibien und Säugetieren. *Anat. Anz.*, Bd XXIII.
— [1904] Die *Hünefeld-Hensenschen* Bilder der roten Blutkörperchen der Amphibien. *Anat. Anz.*, Bd XXIV, 1904.
— [1904] Weitere Beobachtungen ueber den feineren Bau des Bandreifens in den roten Blutkorperchen des Salamanders. *Verh. Anat. Gesellsch. Jena.*
— [1904] Ueber das Vorkommen von Mitochondrien bezw Chondromiten in Pflanzenzellen. *Berichten d. Deutsch. Bot. Gesellsch.*, Bd XXII.
— [1907] Die Spermatocytenteilungen bei der Honigbiene. *Arch. f. mikr. anat.*, Bd LXX.
— [1907] Ueber Mitochondrien bezw-Chondriokonten in den Zellen junger Embryonen. *Anat. Anz.*, Bd XXXI.
— [1907] Die Chondriokonten in ihrem Verhältnis zur Filarmasse Flemming's. *Anat. Anz.*, Bd. XXXI.
— [1908] Die Chondriosomen als Träger erblicher Anlagen. Cytologische Studien am Hühnerembryo. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd LXXII.
— [1909] Ueber Neubildung quergestreifter Muskelfasern nach Beobachtungen am Hühnerembryo, *Anat. Anz.*, Bd XXXIV.
MEYES (F.) UND DUESBERG. [1908] — Die Spermatocytentheilungen bei der Hornisse (*Vespa crabro*). *Arch. f. mikrosk. Anat.*, Bd LXXI.
MEYES (F.) UND KORFF (K. v.). [1901] — Zur Kenntniss der Zelltheilung bei Myriapoden. *Arch. fur mikr. Anat.*, Bd LVII.
MIRABELLA. [1902] — Osservazioni sull' accrescimento degli oociti di *Helix aspersa*. *Rendiconto di terza assemblia ord. e del convegno dell' unione zoologica italiana in Roma*, 1902.
MIKOSCH (C.). [1894] — Ueber Strukturen im pflanzlichen Protoplasma. *Verh. d. Ges. Deutsch. Natur. f. u Arzte. CC. Versamml. zu Wien*, 1894.
MOLLÉ (J. VAN). [1895] — La spermiogenese chez l'Ecureuil. *La Cellule*, t. XXIII.
MONTI (RINA). [1895] — Sulle granulazione del protoplasma di alcuni Ciliati. *Boll. Sc. Pavia*, 1895.
MONTICELLI (F.-S.). [1892] — Sul nucleo vitellino dell' uovo dei Trematodi, ecc. *Bull. d. Soc. d. Natur. in Napoli*, sér. I, vol. VI.
MOORE (J.-S.). [1893] — On the Relationsships and Role of the Archoplasme during Mitosis in the Larval Salamander. *Quart. Journ. of Microsc. Sc.* vol. XXXIV.
MOTTIER. [1897] — Beiträge zur Kenntniss der Kerntheilung in den Pollenmutterzellen einiger Dikotylen und Monokotylen. *Jahrb. f. wissen. Botan.* Bd XXX.
MUNDEN. [1896] — Ein Beitrag zur Granulalehre. *Arch. Anat. physiol. Physiol. Abth.*, p. 23.
— [1897] Zweiter Beitrag zur Granulalehre. *Arch. Anat. physiol. Physiol. Abth.*, p. 370.
MURRAY (J.-A.) [1898] — Contributions to a knowledge of the Nebenkern in the Spermatogenesis of Pulmonata *Helix* and *Arion*. *Zool. Jahrb. abth. f. Anat. u. Ont.*, Bd XI.
MUTTERMILCH (W.). [1905] — Eine Hypothese ueber den Bau des Protoplasmas. *Krytyka lekarska, Varsovie*. Bd IX, n° 5, p. 93-106.
NAGEOTTE (J.). [1909] — Granulations lipoides du tissus nerveux. *Comp. rend. Soc. biol.*, t. LXVI.
— [1909] Mitochondries des tissus nerveux. *Compt. rend. Soc. biol.*, t. LXVI.
— [1909] Granulations lipoides des tissus nerveux. *Compt. rend. Soc. biol.*, t. LXVI.

NAGEOTTE (J.). [1909] — Mitochondries et grains spumeux dans les cellules nerveuses. *Compt. rend. Soc. biol.*, t. LXVII.

NEGRI. [1900] — Ueber di feinere Structur der Zellen mancher Drusen bei den Säugetieren (mitgeteilt von Golgi). *Verh. d. Anat. Ges. Pavia*, 1900.

NEMÉC (B.). [1897] — Ueber die Structur der Diplopodeneier. *Anat. Anzeiger.*, Bd XIII.

NEUBAUER. [1866] — Ueber Myelinformen. *Arch. path. Anat. Phys.*, Bd XXXVI.

NEREISHEIMER (E.). [1905] — Ueber vegetative Kernveranderungen bei *Amœba Doffleini*. *Arch. f. Protistenk*, Bd VI.

— [1906] Der Zeugungskreis von *Opalina*. *Sitz. Ber. d. Ges. f. Morph. u. Physiol. München.*, Bd XXII, also. *Münch. med. Wochensch*, n° 36.

— [1907] Die Fortpflanzung der Opalinen. *Arch. f. Protistenkunde*, supl. I.

NICOLAS. [1892] — Contribution à l'étude des cellules glandulaires. *Arch. physiol. norm. et path.*, sér. 5, t. IV.

NIESSING. [1896] — Die Betheiligung von Centralkörper und Sphäre am auf Bau des Samenfaden bei Säugethieren. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd XLVIII.

NUSSBAUM (M.). [1884] — Ueber die Veranderungen der Geschlechtsprodukte bis zur Eiforchung, ein Beitrag zur Lehre der Vererbung. *Arch. f. mikr. Anat.* Bd XXIII.

OTTE (H.). [1906] Samenreifung und Samenbildung von *Locusta viridissima*, *Zool. Anz.*, Bd XXX.

OVERTON [1900]. — Studien über die Aufnahme der Anilinfarben durch die lebende Zelle *Jahrb. f. wiss. Botanik*. Bd XXXIV.

PACAUT (M.) ET VIGIER (P.). [1905] — Notes cytologiques sur les glandes salivaires d'*Helix pomatia*. I. formations chromophiles (ergastoplasma, chondriomites). *Bibl. anat.*, XIV.

— [1906] Les glandes salivaires de l'escargot (*Helix pomatia* L.) *Arch. d'Anat., microsc.* t. VIII.

PANTEL et SINÉTY. [1906] — Les cellules de la lignée mâle chez *Notonecta glauca*. *La Cellule*, t. XXII.

PAULMIER. [1899] — The spermatogenesis of *Anasa tristis*. *Journ. Morphol.* Suppl. vol. XV.

PEYTOUREAU (H.). [1891] La constitution du protoplasma. *Gaz. hebd. des sc. médicales de Bordeaux*, 1891.

PICTET (C.), [1891] — Recherches sur la spermatogenèse de quelques Invertébrés de la Méditerranée. *Mittheil a. d. Zool. Stat. z. Neapel*, Bd X.

PLATNER (G.). [1885] — Ueber die Spermatogenese bei den Pulmonaten. *Arch. f mikr. Anat.*, Bd XXV.

— [1886] Zur Bildung der Geschlechtsprodukte bei den Pulmonaten. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd XXVI.

— [1886] Ueber die Entstehung des Nebenkerns und seine Beziehung zur Kerntheilung. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd XXVI.

— [1886] Die Karyokinese bei den Lepidopteren als Grundlage fur eine Theorie der Zeilltheilung. *Intern. Monatsschr. f. Anat. u. Physiol.*, Bd III.

— [1889] Beiträge zur Kenntniss der Zelle und ihrer Theilungserscheinungen. *Arch. mikrosk. Anat.* Bd XXXIII.

— [1889] Beiträge zur Kenntniss der Zelle und ihrer Theilung. *Arch. f. mikr. Anat.* Bd XXXIII.

POLICARD. [1905] — Sur les formations mitochondriales du rein des Vertébrés. *Compt. rend. Soc. Biol.*, t. LIX, , p. 380.

— [1905] Sur la striation basale des cellules du canalicule contourné du rein des Mammifères. *Compt. rend. Soc. Biol.*, t. LIX.

— [1908] Le tube urinaire des Mammiferes. *Revue générale d'Histol.*, fasc. 10, t. III

POLICARD ET MAWAS. [1906] — Le canalicule urinaire des Téléostéens. *Bibliographie anat.*, t. XV.

POPOFF (M.). [1906] — Zur Frage der Homologisierung des Binnennetzer der Ganglienzellen mit der Chromidien (Mitochondria u. s. w.) der Geschlechtszellen *Anat. Anz.*, Bd XXIX.

— [1907] Eibildung bei *Paludina vivipara* und Chromidien bei *Paludina* und *Helix*. *Arch. f. mikrosk. Anat. und Entwikl.*, Bd LXX.

PRENANT (A.). [1887] — Observations cytologiques sur les éléments séminaux de la Scolopendre et de la Lithobie. *La Cellule*, t. III.
— [1888] Observations cytologiques sur les éléments séminaux des Reptiles. *La Cellule*, t. IV.
— [1888] Observations cytologiques sur les éléments séminaux des Gastéropodes pulmonés. *La Cellule*, t. IV.
— [1898-9] Sur le protoplasma supérieur (archoplasme, kinoplasme, ergastoplasme). Étude critique. *Journ. Anat. et Physiol.*, t. XXXIV et XXXV.
PROWAZEK (S.). [1900] — Spermatologische Studien. I. Spermatogenese der Weinbergschnecke. *Arbeit. Aus. den zoolog. Institut der Universität Wien*, Bd XIII.
— [1903] Flagellatenstudien. *Arch. f. Protistenk.*, Bd II.
QUINKE. [1879] — Ueber Emulsions bildung u. den Einfluss der Galle bei der Verdauung. *Pflüger's Archives*, Bd XIX.
— [1894] — Ueber freiwillige Bildung von hohlen Blasen, Schaumen und Myelinformen durch ölsaure Alkalien, etc. *Ann. Phys. chem.*, Bd LIII.
REGAUD (CL.). [1908] — Sur les mitochondries des cellules ciliées du tube urinaire. Ont-elles une relation avec la fonction motrice de ces cellules? *C. R. Soc. Biol*, t. LXV.
— [1908] Variation des formations mitochondriales dans les tubes à cuticule striée du rein. *C. R. Soc. Biol.*, t. LXIV.
— [1908] Caractères histologiques généraux des enclaves lipoïdes ne réduisant pas l'acide osmique. *C. R. Soc. Biol.* t. LXV.
— [1908] Sur les formations mitochondriales de diverses espèces cellulaires. *C. R. Assoc. des Anatomistes. 10e réunion.* Marseille.
— [1908] Sur les mitochondries de l'épithélium séminal, I, II, III, IV. *C. R. Soc. Biol.*, t. LXV.
— [1909] Sur un procédé de coloration de la myéline des fibres nerveuses périphériques et certaines analogies de réactions microchimiques de la myéline avec les mitochondries. *C. R. Acad. Sc. Paris*, 29 mars 1909.
— [1909] Attribution aux « formations mitochondriales » de la fonction générale d' « extraction et de fixation électives » exercées par les cellules vivantes sur les substances dissoutes dans le milieu ambiant. *C. R. Soc. Biol.*, t. LXVI.
— [1909] Participation du chondriome à la formation des grains de ségrégation dans les cellules des tubes contournés du rein. *C. R. Soc. Biol.*, t. LXVI.
— [1909] Sur les mitochondries des fibres musculaires du cœur. *C. R. Acad. Sc. Paris*, 17 août 1909.
— [1909] Sur la signification physiologique du chondriome des cellules sexuelles mures, et notamment des spermatozoïdes. *C. R. Soc. Biol.* t. LXVII.
REGAUD ET FAVRE. [1905] — Granulations interstitielles et mitochondries des fibres musculaires. *C. R. Acad. Sc. Paris*, 8 mars 1909.
REGAUD ET MAWAS. [1909] — Sur les mitochondries des glandes salivaires chez les Mammifères. *C. R. Soc. Biol.*, t. LXVI.
— [1909] Ergastoplasme et mitochondries dans les cellules de la glande sous-maxillaire de l'Homme. *C. R. Soc. biol.*, t. LXVI.
— [1909] Sur la structure du protoplasma (Ergastoplasme, Mitochondries, Grains de ségrégation) dans les cellules séro-zymogènes des acini et dans les cellules des canaux excréteurs de quelques glandes salivaires des Mammifères. *C. R. Assoc. d. Anatomistes, 11e réunion*, Nancy.
REGAUD (CL.) ET POLICARD (A.). [1909] — Questions relatives à l'histophysiologie du tube urinaire. *C. R. XVIe Congrès international de Médecine*, 1909.
RENAUT ET DUBREUIL. [1907] — Note sur l'histologie, la cytologie des tubes de Bellini et le tissu conjonctif de la pyramide du rein. *C. R. Assoc. d. Anat. 9e session*, Lille, 1907.
RENSON (G.). [1882] — De la Spermatogenèse chez les Mammifères. *Arch. de Biologie*, t. III.
RETZIUS (G.). [1904] — Zur Kenntnis der Spermien der Evertebraten. *Verh. anat. Ges.*, Iena. 1904.

RHUMBLER. [1896] — Versuch eines mechanisches Erklärung der indirekten Zell-und Kerntheilung (Cytokinese). *Roux's Archiv. v. III*, Bd I.
REINKE UND RODEWALD. [1881] — Studien ueber das Protoplasma. *Untersuchungen bot. Inst. Göttingen*, Heft. 2.
— [1894] Zellstudien. *Arch. f. mikrosk. Anat.*, Bd XLIII.
ROHDE (E.). [1903] — Untersuchungen über den Bau der Zelle. 2. Ueber eigenartige aus der Zelle wandernde « Sphären » und « Centrosomen » ihre Entstehung und ihren Zerfall. 3 pl. *Zeischr. wissensch. Zool.*, Bd LXXV.
— [1905] Die « Sphären » Bildungen der Ganglienzellen. *Zool. Anz.*, Bd XXVIII.
RUBASCHKIN. [1905] — Ueber die Reifungs und Befruchtungsprozesse des Meerscheincheneies. *Anat. Hefte. Merkel und Bonnet*, Bd XXIX.
RUSSO (A.). [1906] — Differenti studi dei corpi chromatici nell' ovoplasma dei Mammiferi e loro riproduzione sperimentale. *Boll. Accad. Gioenia Sc. Nat. Catania*, fasc. 89.
— [1907] Sull' origine dei Mitocondrii e sulla formazione del deutoplasma nell' oocite di alcuni Mammiferi. *Rend. C. Acc. Lincei*, vol. XVI, sér, V.
— [1909] I Mitochondri ed i globuli vitellini dell' oocite di Coniglia allo stato normale ed in condizioni sperimentali. *Atti dell' Accademia Gioenia di scienze natur*, vol. II, 5e série.
RUSSO E DIMAUNO. [1905] — Differenzizioni citoplasmiche nei *Cryptochylum echini. Boll. Accad. Gioenia Sc. nat. Catania*, fasc. 84.
RŮŽICKA (VLADISLAS). [1906] — Der morphologische metabolismus der lebenden Protoplasma. *Arch. Entwicklungsmech. d. Organ.*, Bd XXI.
SABATIER (A.). [1882] — Sur le noyau vitellin des Araneides. *C. R. Acad. Sc. Paris*, t. XCVII.
— [1893] De la spermatogenèse chez les Crustacés décapodes. *Tr. Inst. zool. Montpellier*, 1-393, 10 Pl.
SCHAUDINN. [1903] — Untersuchungen über die Fortpflanzung einiger Rhizopoden. *Arb. a S. Kaiserl. Gesundheitsamte*, Bd XIX.
SCHEWIAKOFF. [1903] — Ueber einen neuen Bacterien ahnlichen Organismus. *Naturhist. Med. Verein V. Heidelberg*, 1893.
SCHLATER (G.). [1904] — *Zelle, Bioblast und lebendige Substanz. Kritische Studien.* St-Pétersbourg, 85 p., 1 pl.
SCHMIDT. [1891] — Zur Physiologie der Niere. Ueber den Ort und Vorgang der Cariumabscheidung. *Arch. f. d. ges. Phys.* Bd XLVIII.
— [1904] Studien uber Ovogenese I. Die Wachstumsperiode der Eier von *Proteus anguineus. Anat. Hefte*, Bd XXVII.
SCHNEIDER (L.). [1906] — Plasmastruktur und-Bewegung bei Protozoen und Pflanzenzellen. *Arbeiten aus den Zoologischen. Instituten der Univer. Wien*, Bd XVI.
SCHOENFELD. [1901] — La Spermatogénèse chez le Taureau et chez les Mammifères en général. *Arch. de Biologie*, t. XVIII.
SCHRIDDE (HERM.). [1905] — Beiträge zur Lehre von den Zellkörnelungen. Die Körnelungen der Plasmazellen. *Anat. Hefte Abt.* I. H. 85/86 Bd XXVIII, H. 2/3, p. 691-768.
SCHUBERG (A.). [1887] — Ueber den Bau der *Bursaria truncatella* mit besond. Berücksichtigung der Protoplasmastructuren. *Morphol. Jahrb.*, Bd XII.
SCHRÖDER (O.). [1906] — Beiträge zur Kenntnis von *Campanella umbellaria. Arch. f. Protistenk.*, Bd VII.
— [1906] Beiträge zur Kenntnis von *Epistylis plicatilis. Arch. f. Protistenk.*, Bd VII.
— [1906] Beiträge zur Kenntnis von *Vorticella monilata. Arch. f. Protistenk.*, Bd VII.
SCHUTZ (J.). [1882] — *Ueber den Dotterkern, dessen Entstehung, Structur, Vorkommen und Bedeutung.* Bonner Dissert.
SCHWARZ (FRANK). [1887] — Die morphologische und chemische Zusammenseizung der Protoplasmas. *Beiträge z. Biol der Pflanzen.*, Bd V.
SERENI (S.). [1887] — Ricerche sul « Nebenkern » delle cellule pancreatiche. *Bull. Soc. Lanciziana Ospedali*, Roma, Ann. 20, p. 44.
SIEDLECKI. [1905] — Ueber die Bedeutung des Karyosoms. *Bull. Acad. Sc. Cracovie*, n° 8.

SIMROTH (H.). [1904] — Ueber Fluidalstruktur der Protoplasmas. *Verth. deutsch. zool. ges. Tübingen*, 1904.

SJÖVALL (EINAR). [1904] — Ueber Spinalganglienzellen und Markscheiden. Zugreich ein Versuch die Wirkungsweise der Osmiumsäure zu analysieren. *Anat. Hefte*, Bd XXX.

— [1906] Ein Versuch des Binnennetz von Golgi-Kopsch bei der Spermato-und Ovogenese zu homologisieren. *Anat. Anz.*, Bd XXVIII.

SKROBANSKY. [1903] — Zur Frage ueber den sogen. « Dotterkern » (Corpus Balbiani) bei Wirbeltieren. *Arch. für mikrosk Anat.*, Bd LXII.

SMIRNOW (A.-E.). [1906] — Ueber die Mitochondrien und den Golgischen Bildungen analoge Strukturen in einigen Zellen von *Hyacinthus orientalis*. *Anat. Hefte Abt.* 1, Bd XXXII.

SOBOTTA (J.). [1893] — Mittheilungen ueber die Vorgänge bei der Reifung, Befruchtung und ersten Furchung des Eies der Maus. *Verhandl. d. Anat. Gesellsch. Göttingen*.

— [1894] Die Befruchtung des Eies der Maus. *Anat. Anzeig.*, Bd IX.

— [1895] Die Befruchtung und Furchung des Eies der Maus. *Arch. f. mikros. Anat.*, Bd XLV.

SOMER (DE). [1905] — Les premiers stades de la vitellogenèse dans l'ovule de la Poule. *Ann. Soc. de méd. de Gand*. Vol. LXXXV.

STUHLMANN (F.). [1886] — Die Reifung des Arthropodeneies nach Beobachtungen an Insekten, Spinnen, Myriapoden und *Peripatus*. *Bericht. d. Naturf. Gesellsch. zu Freiburg i. Br.*, Bd 1.

THULIN (IVAN). [1908] — Studien ueber den Zusammenhang granulären, interstitieller Zellen mit den Muskelfasern. *Anat. Anzeiger*, Bd XXXIII.

— [1909] Morphologische Studien ueber die Frage nach der Ernährung der Muskelfasern. *Skandinavischen Archiv. fur Physiologie*. Bd XXII.

STRICHT (VAN DER O.). [1898] — Contribution à l'étude du noyau vitellin de Balbiani dans l'oocyte de la Femme. *Verhandl. d. Anat. Gesellsch. in* Kiel, 1898.

— [1901] L'atrésie ovulaire et l'atrésie folliculaire du follicule de de Graaf dans l'ovaire de Chauve-souris. *Verhandl. d. Anat. Gesellsch. 15 Versamml.* in Bonn., 1904.

— [1902] Les « pseudochromosomes » dans l'oocyte de Chauve-souris. *C. R. Assoc. Anatom., IVe session*, Montpellier, 1902.

— [1904] La couche vitellogène et les mitochondries de l'œuf des Mammiferes. *Verhandl. d. Anat. Gesellsch.* Iena, 1904.

— [1905] La structure de l'œuf des Mammiferes. Ire partie, l'oocyte au stade d'accroissement. *Arch. de Biologie*, t. XXI.

— [1905] La structure de l'œuf des Mammiferes. IIe partie, structure de l'œuf ovarique de Femme. *Bull. Acad. Royale de Méd. de Belgique*, 24 juin 1905.

— [1905] La structure de l'œuf de Chauve-souris. *C. R. Assoc. Anatom. Genève*, 1905.

— [1907] La vitellogenèse et la deutoplasmolyse de l'œuf de Chauve-souris. *C. R. Assoc. d. Anatom. Lille*, 1907.

— [1908] La structure de l'œuf de Chienne et la genèse du corps jaune. *C. R. Assoc. Anatom. Marseille*, 1908.

— [1909] La structure de l'œuf des Mammiferes. IIIe partie. L'oocyte à la fin du stade d'accroissement, au stade de la maturation, etc. *Mémoires de l'Ac. Roy. de Belgique. Classe des Sciences*, 1909.

TONNIGES (C.). [1908] — Die feineren Bauverhältniss von *Opalina ranarum*. *Sitzungsber. d. ges. z. Bef. d. ges. Naturw. Marburg*, 1898.

TOYAMA (K.). [1898] — On the spermatogenesis of the Silk-Worm. *Bull. of the Agricultural Coll. Imp. Tokyo*.

TRETJAKOFF. [1904] — Die Spermatogenesis bei *Ascaris megalocephala*. *Arch. f. mikrosk. Anat.* Bd LXIV.

TSCHASSOWNIKOW. [1905] — Ueber indirekte Zelltheilung bei der Spermatogenese von *Helix pomatia*. *Anat. Hefte*, Bd XXIX.

VALETTE ST-GEORGE (V. LA). [1867] — Ueber die Genese der Samenkörper. Zweite Mittheilung. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd III.

— [1874] Ueber die Genese der Samenkörper. Dritte Mittheilung. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd X.

VALETTE ST-GEORGE (V. LA) [1886] — Spermatologische Beiträge. Zweite Mittheilung. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd XXVII.
— [1886] Spermatologische Beiträge. Vierte Mittheilung. *Arch. f. mikrosk. Anat.*, Bd XXVIII.
— [1887] Zelltheilung und Samenbildung bei *Forficula auricularia*. *Festschrift für A. v. Kölliker*.
— [1897] Zur Samen-und Eibildung beim Seidenspinner (*Bombyx mori*). *Arch. f. mikrosk. Anat.*, Bd L.
VALAORITIS. [1882] — *Die Genesis des Thiereies*. Leipzig.
VIGNAL. [1878] — Recherches sur les Noctiluques. *Travaux du laboratoire d'histologie du Collège de France et Arch. de Physiologie*, 1878.
VOIGT (W.). [1885] — Ueber Ei-und Samenbildung bei *Branchiobdella*. *Arb. a. d. zool. zoot. Inst. in. Würzburg*, Bd VII.
WAGNER (J.). [1896] — Beiträge zur Kenntnis der Spermatogenese der Spinnen. *S. A. Arbeiten der kaiserl. Naturf-Gesellsch.* St-Petersb., Bd XXVI.
WALDEYER (W.). [1887] — Bau und Entwickelung der Samenfaden. *Verh. d. Anat. Gesellsch.* 1. Leipzig, 1887.
— [1893] Befruchtung im Vererbung. *Eröffnungsrede der VII. Versammlung d. Anat. Gesellsch. zu Göttingen*, 1893.
— [1895] Die neueren Ansichten ueber den Bau und das Wesen der Zelle. *Deutsch. med. Wochenschr.*, 1895.
— [1897] Befruchtung und Vererbung. *Verh. d. Gesellsch. deutsch Naturforsch*, 1897.
— [1901-3] Die Geschlechtszellen. *Handb. d. vergl. u. experiment. Entwicklungsgeschichte d. Wirbeltiere v. O. Hertwig*.
WALLENGREN (HANS). [1900] — Studien öfver Ciliata Infusorier. IV. *Lund's Universitets Arsskrift*, Bd XXXVI et *Kongl. Fysiograf Sällskapets Handligar*, Bd XI.
WASSILIEFF (A.). [1907] — Die Spermatogenese von *Blatta germanica*. *Arch. f. mikrosk. Anat.*, Bd LXX.
WETZEL (G.). [1903] — Die kolloidalen Hohlkörper der Eiweissubstanzen des Zellkernes. *Arch. Anat. u. Phys. Abt. Jahrg.*, 1903.
WHITE. [1908] — *The Journ. of path. and Bact.*, vol. XII, p. 432.
WIEDERSPERG (v. G.). [1885] — Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Samenkörper. *Arch. f. mikr. Anat.*. Bd XXV.
WILCOX (E.-V.). [1895] — Spermatogenesis of *Caloptenus femur-rubrum* and *Cicada tibicen*. *Bull. of the Mus. of comp. Zool.*, vol. XXVII.
— [1896] Further Studies on the spermatogenesis of *Caloptenus femur-rubrum*. *Bull. of the Mus. of comp. zool.*, vol. XXIX.
WILSON (E.-B.). [1899] — On protoplasmic structure in the Eggs of Echinoderms and some other animals. *Journ. of Morphology*, vol. XV, suppl.
WINIWARTER (v. K.). [1901] — Recherches sur l'ovogenèse et l'organogenese de l'ovaire des Mammifères. *Arch. de Biol.*, t. XVII.
WINCKLER (W.). [1888] — Anatomie der Gamasiden. *Arb. aus d. Zool. Inst. d. Universität Wien.*, etc. Bd. VII, Heft. 3.
ZIMMERMANN (A.). [1891] — Ueber die Proteinkrystalloïde. Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Pflanzenzelle. Ueber bisher nicht beobachtete Inhaltskörper des Assimilationsgewebe. *Id., idem. Verh. d. Anat. Ges.*, 1891.
ZIMMERMANN (K.-W.). [1891] — Ueber den Kerntheilungsmodus bei der Spermatogenese von *Helix pomatia*. *Verh. d. Anat. Ges. München*, 1891.
ZOJA (L. R.). [1891] — Intorno ai plastiduli cosinofili. *Memorie del. R. Istit. Lombardo di Sc. et L.*, vol. XVI.
ZUELZER (MARGARETE). [1905] — Beiträge zur Kenntnis von *Difflugia urceolata* Carter. *Arch. f. Protistenk.*, Bd IV.
ZWEIGER (H.). [1906] — Die Spermatogenese von *Forficula auricularia*. *Zool. Anzeig.*, Bd XXX.

Le gérant : **P. Bouchez.**

TABLE DES AUTEURS

Bugnion (E.) et Popoff (N.). — L'appareil salivaire des Hémipètres (deuxième partie) [pl. XVI à XVIII] 435

Fauré-Fremiet (E.). — Étude sur les mitochondries des Protozoaires et des cellules sexuelles [pl. XX à XXIV]. 457

Jolly (J.). — Sur quelques points de la morphologie du sang étudiés par l'observation de la circulation dans l'aile de la Chauve-souris. 94

Jolly (J.). — Recherches sur les ganglions lymphatiques des Oiseaux [pl. VII à XI] 179

Laguesse (E.). — Sur l'évolution des îlots endocrines dans le pancréas de l'Homme adulte [pl. I à III]. 1

Mayer (A.) et Rathery (Fr.). — Recherches sur l'histo-physiologie de la sécrétion urinaire chez les Mammifères [pl. V]. 134

Mulon (P.). — Sur un corps jaune kystique formé aux dépens d'un ovisac non déhiscé [pl. IV] 110

Regaud (Cl.). — Études sur la structure des tubes séminifères et sur la spermatogénèse chez les Mammifères [pl. XII à XV]. 291

Weber (A.). — Recherches sur la Sarcosporidie du Gecko [pl. VI 167

Coulommiers. — Imp. Paul BRODARD.

TABLE DES MATIÈRES DU TOME XI

N° du 30 juin 1909.

Sur l'évolution des îlots endocrines dans le pancréas de l'Homme adulte, par E. Laguesse (avec 24 figures dans le texte) [Planches I à III] 1

Sur quelques points de la morphologie du sang étudiés par l'observation de la circulation dans l'aile de la Chauve-souris, par J. Jolly (avec 10 figures dans le texte) 94

Sur un corps jaune kystique formé aux dépens d'un ovisac non déhiscé, par P. Mulon (avec 5 figures dans le texte) [Planche IV] 110

Recherches sur l'histo-physiologie de la sécrétion urinaire chez les Mammifères, par A. Mayer et Fr. Rathery [Planche V]. 134

N° du 31 mars 1910.

Recherches sur la Sarcosporidie du Gecko, par A. Weber [Planche VI] . . 167

Recherches sur les ganglions lymphatiques des Oiseaux, par J. Jolly (avec 49 figures dans le texte) [Planches VII à XI] 179

Etudes sur la structure des tubes séminifères et sur la spermatogénèse chez les Mammifères, par Cl. Regaud (avec 36 figures dans le texte) [Planches XII à XV]. 291

N° du 30 mai 1910.

L'appareil salivaire des Hémiptères, (deuxième partie) par E. Bugnion, avec la collaboration de N. Popoff, [Planches XVI-XVIII]. 433

Etude sur les mitochondries des Protozoaires et des cellules sexuelles, pa E. Fauré-Fremiet (avec 57 figures dans le texte) [Planches XIX-XXII] 457

PROF. Z. P. METCH

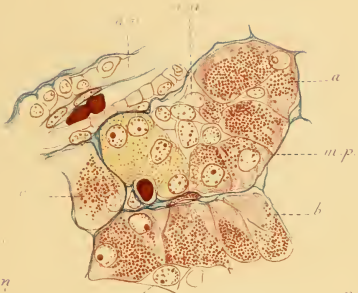


Fig. 19.

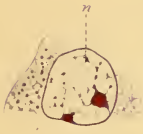


Fig. 21b

Fig 21a

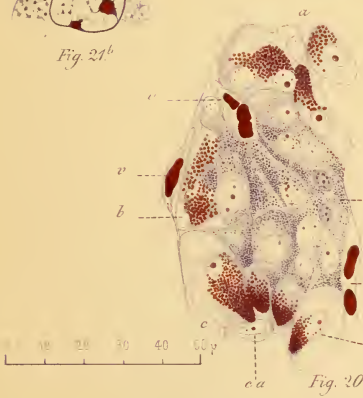


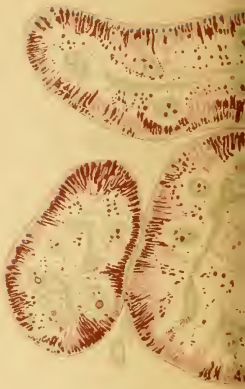
Fig. 20.

Michel Cuillonneau del. Imp. J. Forgeot Paris

Malon del. imp. L. Lafontaine, Paris. Cassius lith.

Masson et Cie éditeurs

Fig. 4.



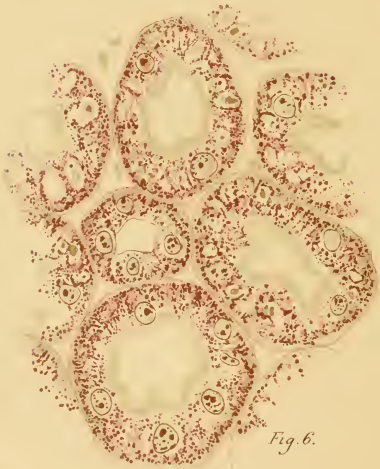


Fig. 6.

Wimpernder del

Imp. L. Ing

Masson

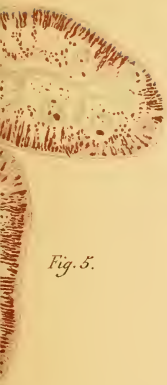


Fig. 5.

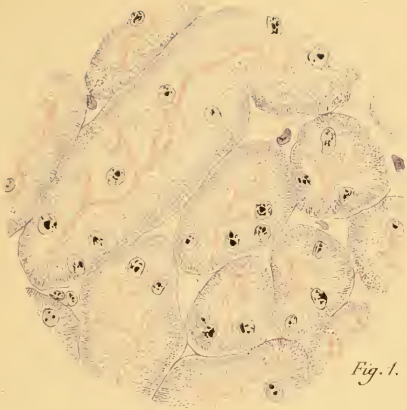


Fig. 1.

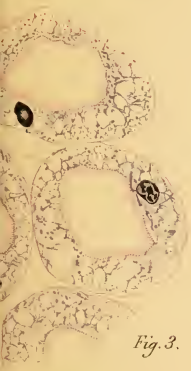


Fig. 3.

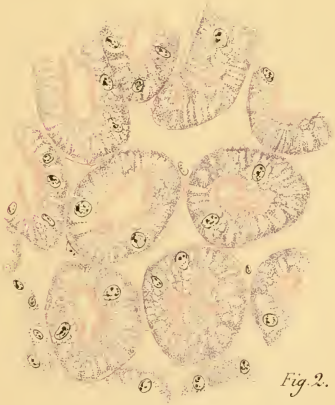


Fig. 2.

Paris.

Casas lith.

éditeurs.

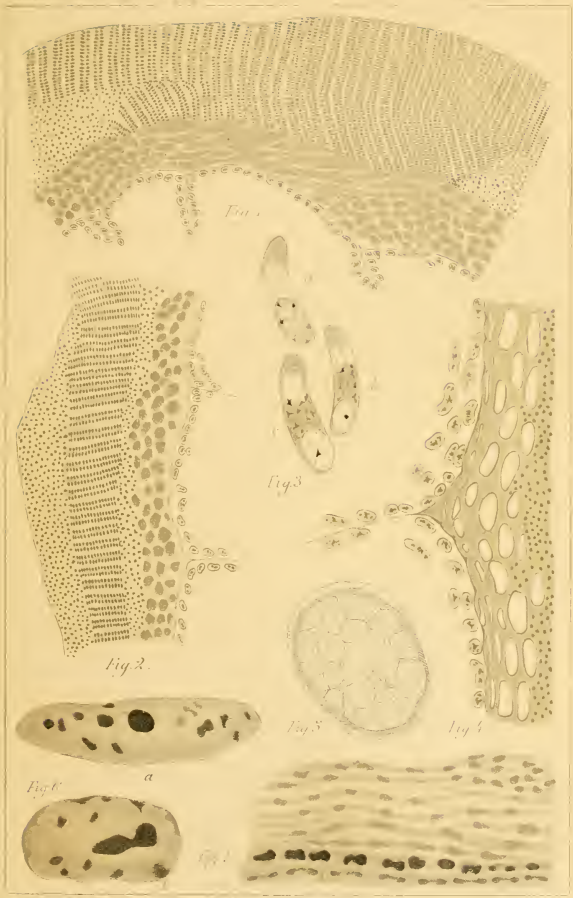
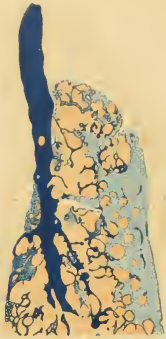
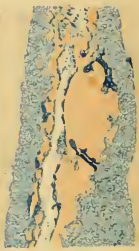


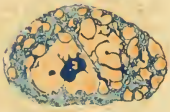
Fig. 1.
Fig. 2.
Fig. 3
Fig. 4
Fig. 5
Fig. 6
a
Fig. 7



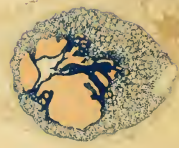
1



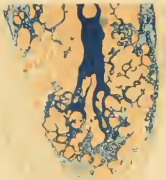
4



2



5



3

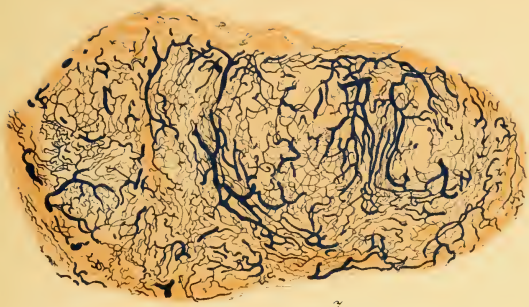
6

10

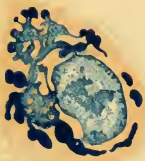
Karmanski del.

Imp. L. Lafonteain

Masson et Cie

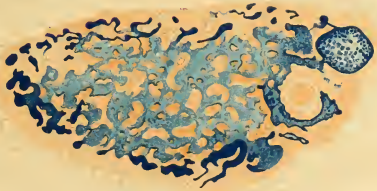


7



8

9

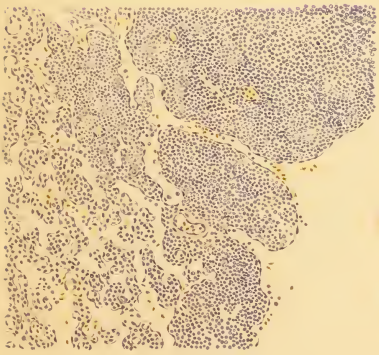


11

o. Cassas lith.

1

2



3

4

Tourneux del. et lith. Imp. L. Lafontaine, Paris.

Masson et Cie éditeurs.

3

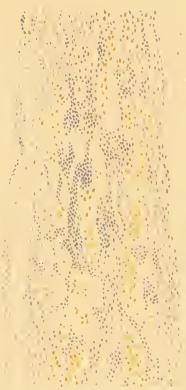
2

Karmansky del et lith.

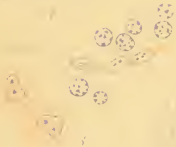
Imp. Lith. de E. Lemercier, Paris

Imprimerie de Ch. Lahure

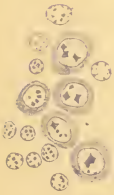
1



2



3

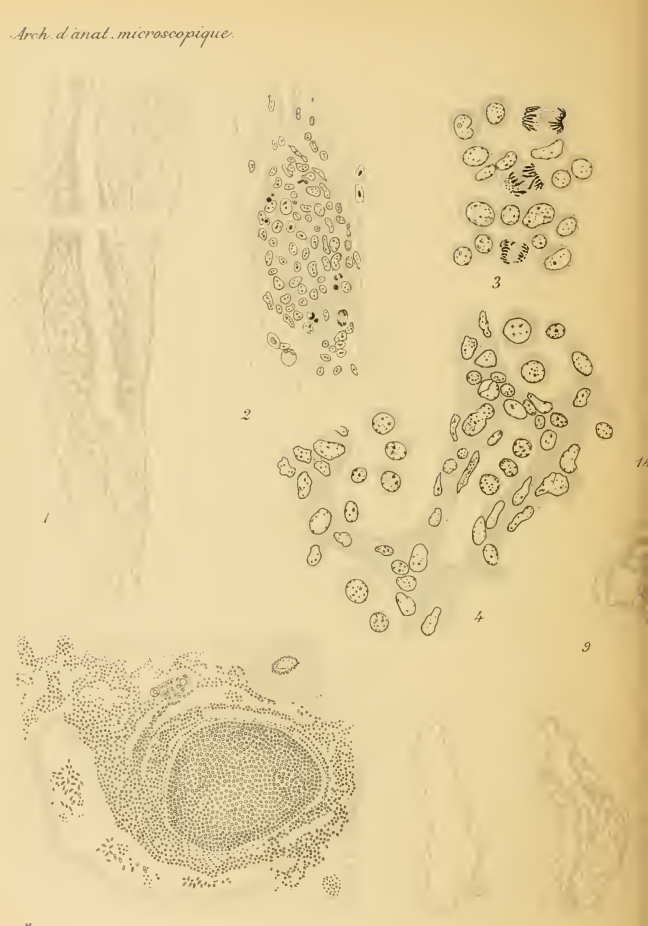


4

5

Gravé par Chaix et Lith. Imp. Lith. [illegible]

Mis en pages par [illegible]



Dolly del.

Imp. L. Lafontaine

Masson et Cie

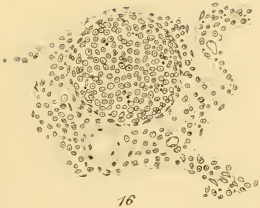
11

12

13

8

15

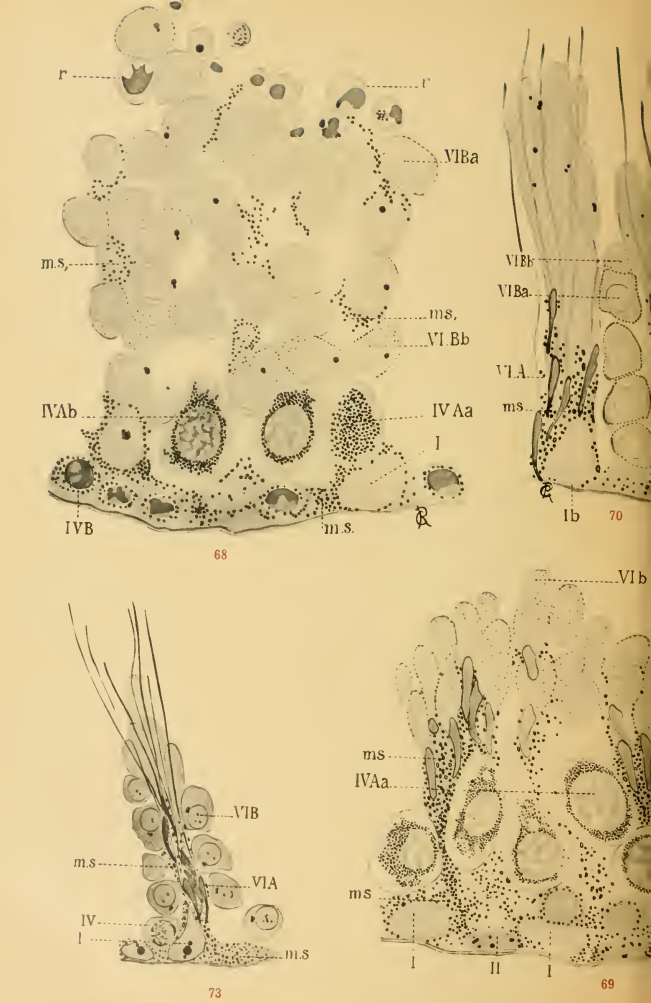


16

ts.

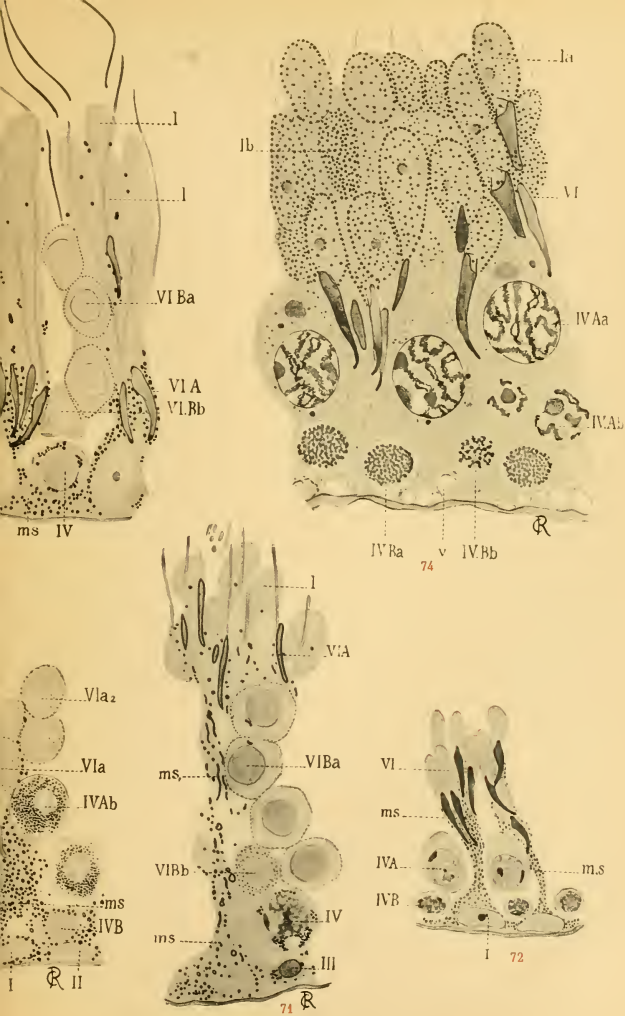
ures

c. Cassas lith.



Mitochondries de l'épith

Masson & Co



a séminal du Rat.

leurs

75

76

77

78

79

85

86

87

88

89

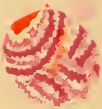
chr

l.

id.

chr

94

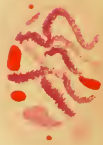


95

a

a_1

n



L

id

101

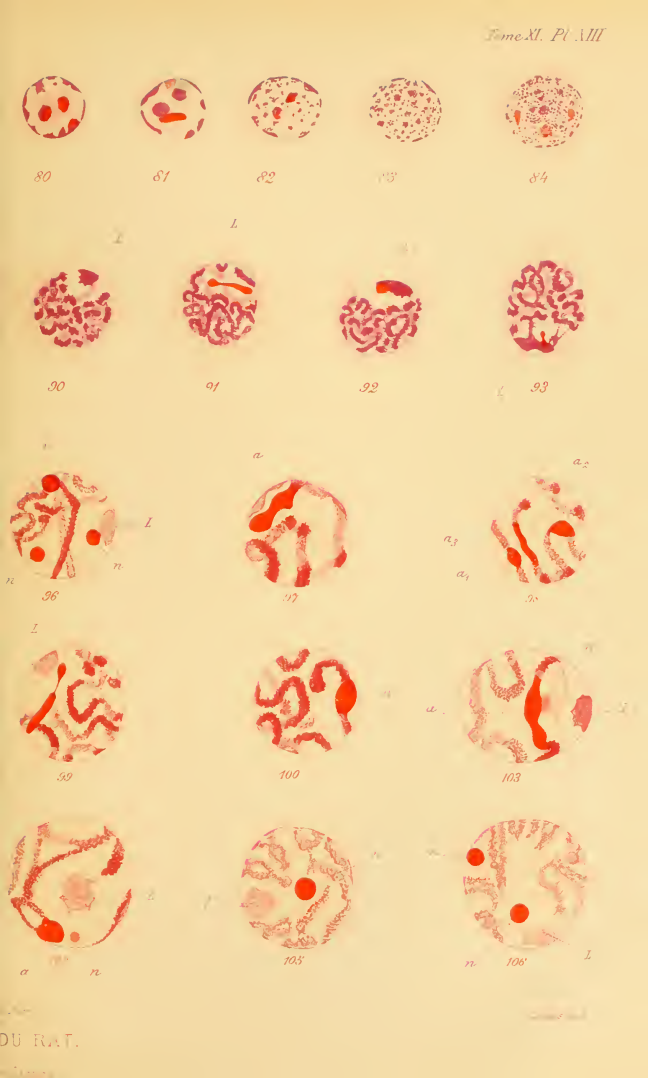
chr

102

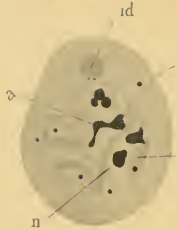
103

id

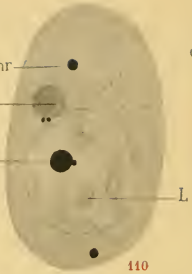
108



DU RAT.

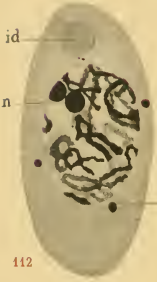


109



110

111

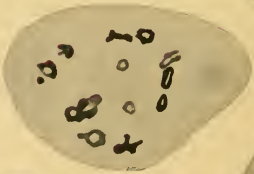


112

113

114

115



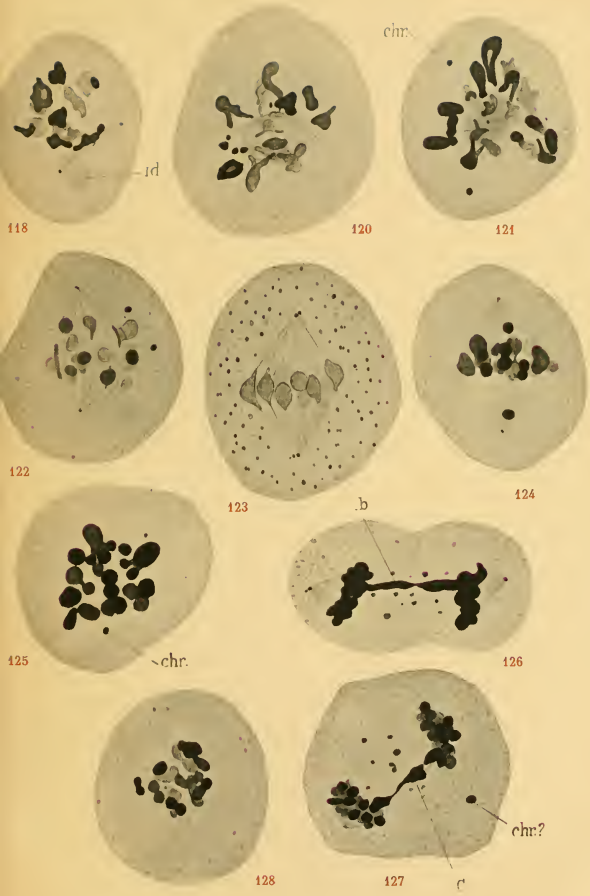
116

119

117

Auxocyte

Masson & C



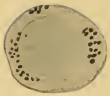
a Rat.

diteurs

Phototypie Berthaud, Paris

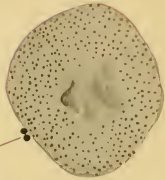
129

130


131

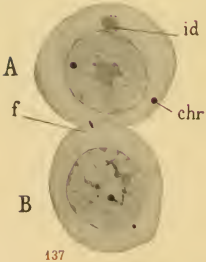
132

135



134

133



137

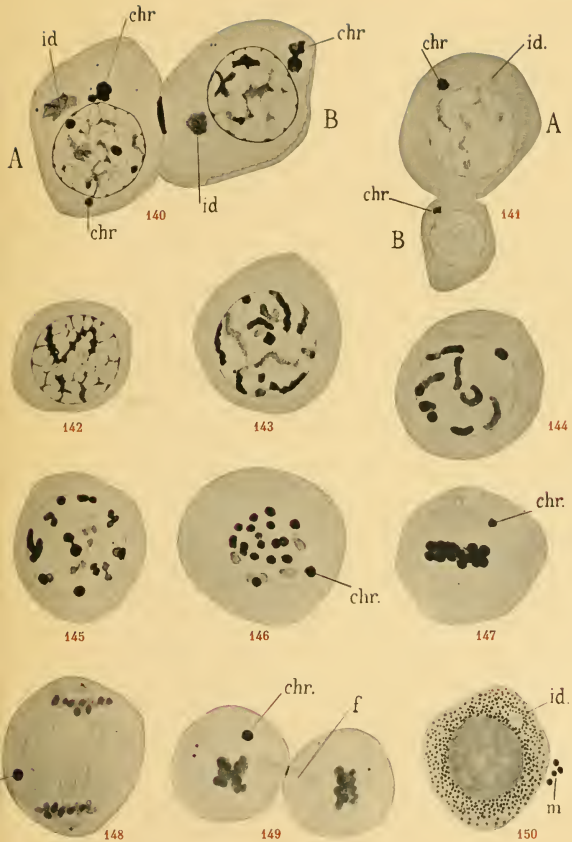
136

138

139

Auxocytes et prisf

Masson & C

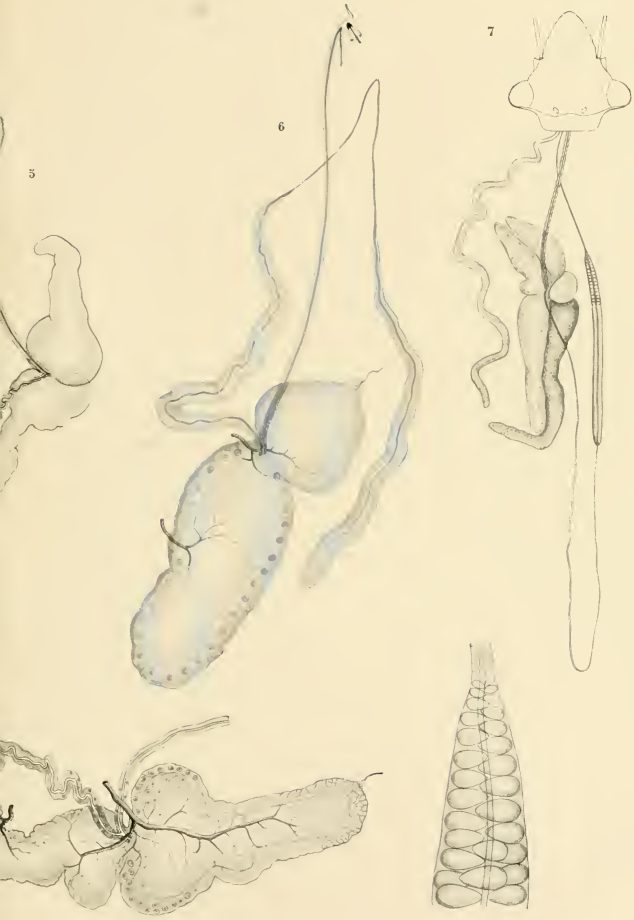


tides du Rat.

Phototypie Berthaud, Paris.

diteurs

Bugnion et Popoff, del

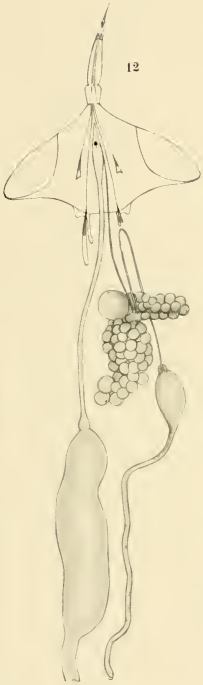


Masson et Cie, éditeurs.

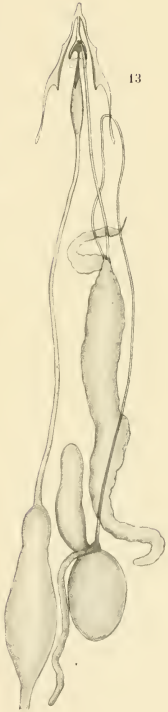
Bugnion et Poirier, del.

11

12



13

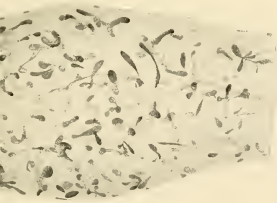


15

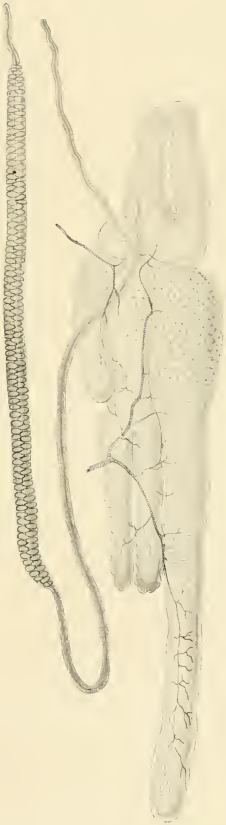
16

Bussod et Poloff, éd.

17



18



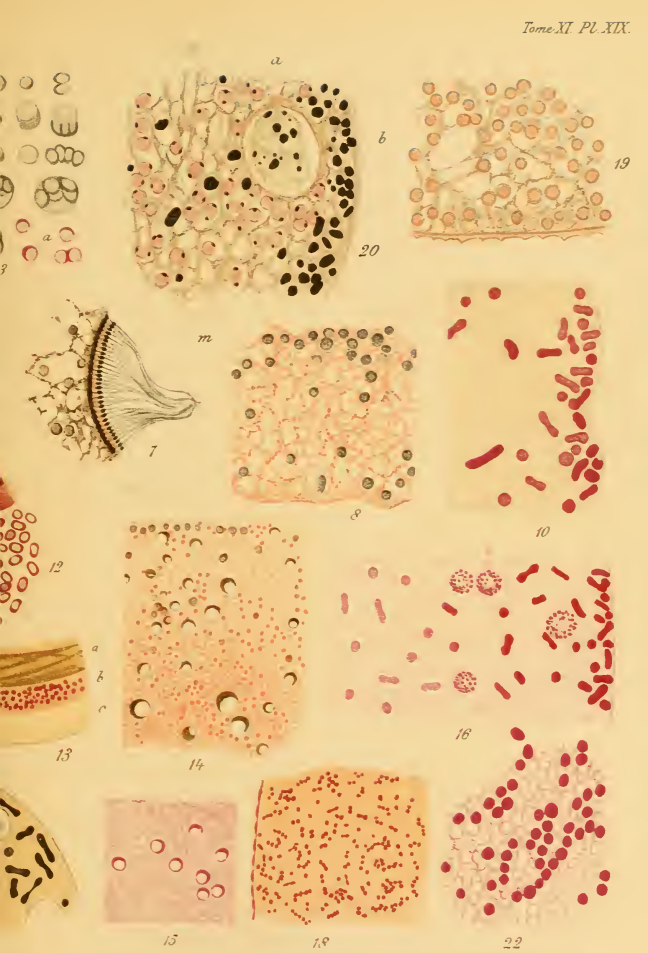
19

Masson et Cie, éditeurs.

E. Fournier Fils del.

Imp. L.

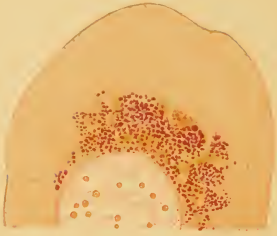
Masson

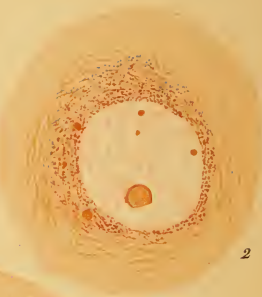


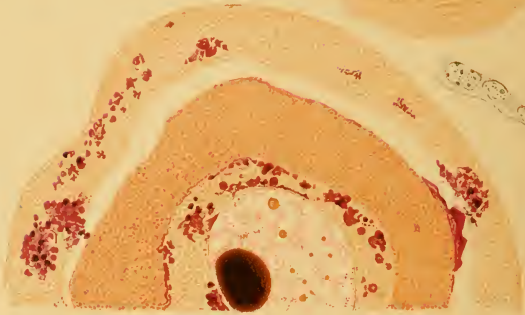
Paris
Éditeurs
Dessin

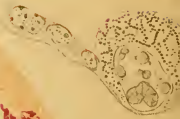
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
5
10μ

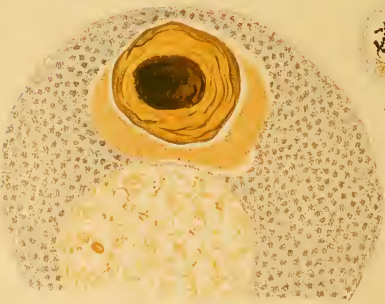
38
5
10μ
32
26
31
34
35

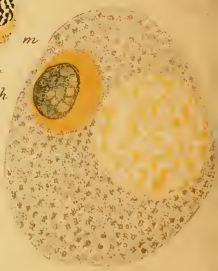








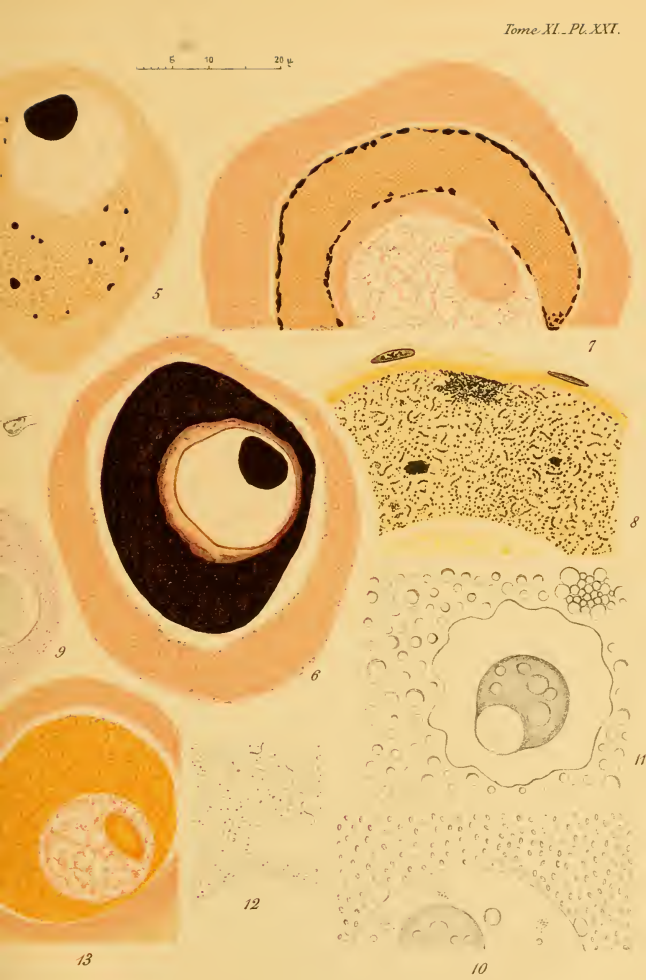




E. Faure-Fremiet del.

Imp. L. L

Masson e



ne. Paris.

Castas lith.

Éditeurs.

V
VC
Ph
R
7
2
1
4
10
V
3
6
M
M
5
VC
8
11
9
VG
VG

Property of
Z. P. METCALF